

ORSAY
Série A, n°
N° d'ordre :

419

Inscrit aux archives originales
du Centre de Documentation
C.N.R.S. sous le N°
A.O. 2861

THÈSES

présentées

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITE DE PARIS

pour obtenir

le grade de docteur ès-sciences appliquées

par

CROIZE-POURCELET Jean

1^{re} THESE. "Etude théorique et expérimentale de l'évolution de petites populations par la notion de contrainte".

2^e THESE. Propositions données par la Faculté.

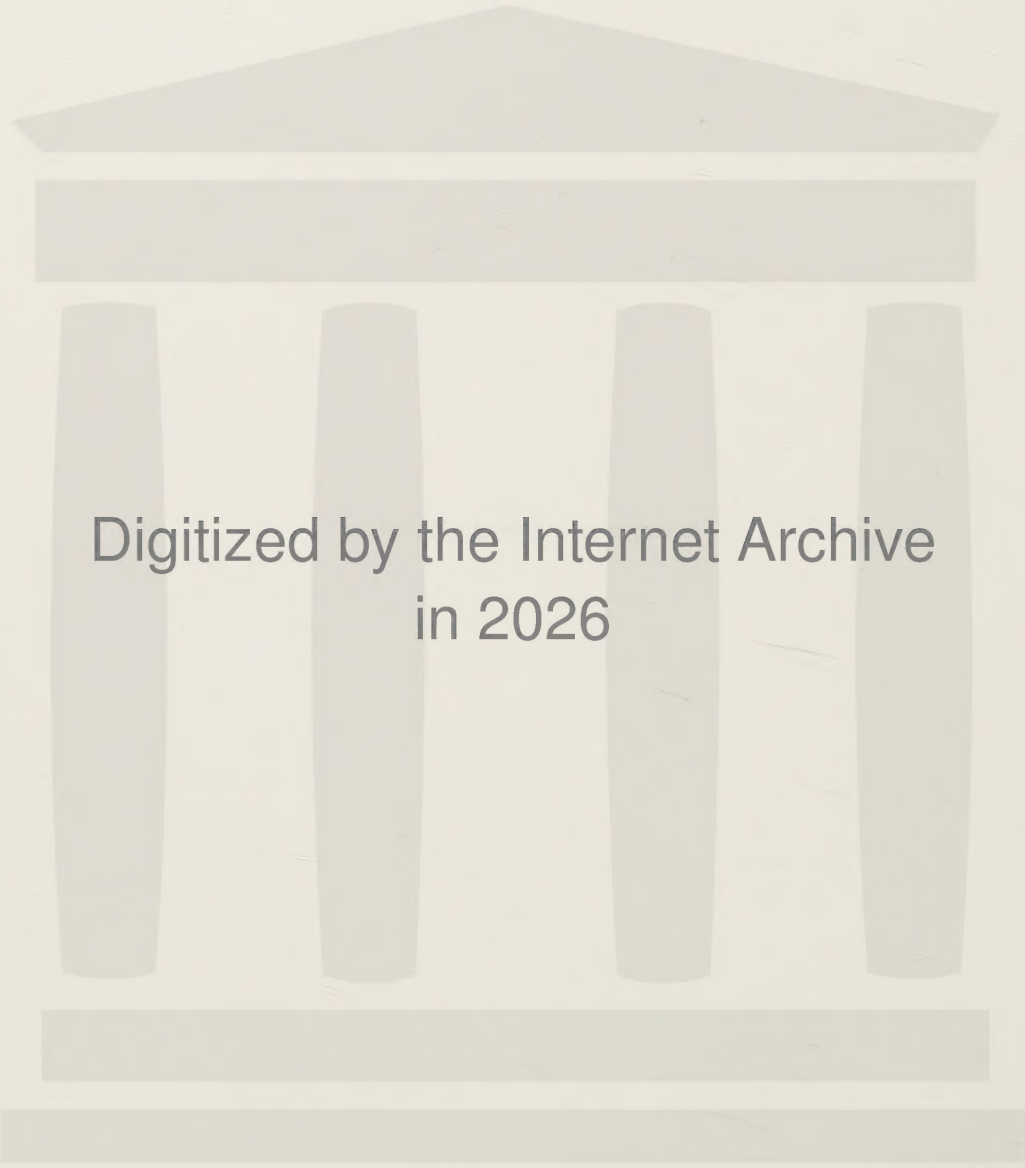
Soutenues le 13 Décembre devant la Commission d'examen

MM. DEMARLY Président
BRUN Examineurs
GILLOIS

1968



A Monsieur Michel GILLOIS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554033_0014

Nous tenons à remercier le Professeur G. BRUN qui nous a si aimablement accueilli dans son laboratoire, qui a suivi avec intérêt et bienveillance notre travail, nous permettant ainsi de le mener à terme, et qui a parrainé cette thèse.

Nous remercions aussi le Professeur Y. DEMARLY, qui a bien voulu présider notre Jury,

Ainsi que Monsieur POLY, Directeur de la Station Centrale de Génétique Animale du Centre National de Recherches Zootechniques, pour la confiance, la liberté et le soutien qu'il nous a constamment accordés.

Maintenant que les concepts nouveaux qu'il a inventés commencent enfin à être utilisés, nous voulons assurer Monsieur GILLOIS de notre reconnaissance. Pendant plus de trois ans, il nous a éveillé à une recherche qu'il veut intégrée, c'est-à-dire où la recherche avancée trouve sa raison d'être dans la recherche appliquée, à laquelle elle apporte, grâce à une réelle collaboration, des éléments nouveaux pour un progrès général de la connaissance et de l'action. Nous avons trouvé en lui un conseiller respectueux de notre réflexion, mais toujours disponible, et également un soutien solide aux instants difficiles; il en est né une profonde amitié.

Que Mademoiselle F. BUSSEREAU sache que nous ne sommes pas prêt d'oublier avec quelle gentillesse elle nous a fait une place dans son laboratoire, nous a appris à manipuler les Drosophiles, et nous a aidé dans de multiples cas.

Nous tenons également à remercier Madame Catherine CROIZE-POURCELET, qui n'a jamais hésité à nous aider efficacement sans considération ni du jour ni de l'heure, et auprès de qui nous n'avons trouvé qu'encouragements.

Nous remercions enfin tous ceux qui ont participé à la réalisation pratique de cette thèse, Madame BORDAS en particulier pour la compétence avec laquelle elle l'a composée, et Monsieur CHEVREUIL qui l'a imprimée avec soins et diligence.

PROJET THEORIQUE ET EXPERIMENTAL DE L'EVOLUTION DE PETITES POPULATIONS PAR LA NOTION DE CONTRAINTE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE PREMIER	2
1. Notion de contrainte	2
2. Contrainte de sélection	3
3. Contrainte de sélection	4
4. Contrainte de sélection	5
5. Contrainte de sélection	6
6. Contrainte de sélection	7
7. Contrainte de sélection	8
8. Contrainte de sélection	9
9. Contrainte de sélection	10
10. Contrainte de sélection	11
11. Contrainte de sélection	12
12. Contrainte de sélection	13
13. Contrainte de sélection	14
14. Contrainte de sélection	15
15. Contrainte de sélection	16
16. Contrainte de sélection	17
17. Contrainte de sélection	18
18. Contrainte de sélection	19
19. Contrainte de sélection	20
20. Contrainte de sélection	21
21. Contrainte de sélection	22
22. Contrainte de sélection	23
23. Contrainte de sélection	24
24. Contrainte de sélection	25
25. Contrainte de sélection	26
26. Contrainte de sélection	27
27. Contrainte de sélection	28
28. Contrainte de sélection	29
29. Contrainte de sélection	30
30. Contrainte de sélection	31
31. Contrainte de sélection	32
32. Contrainte de sélection	33
33. Contrainte de sélection	34
34. Contrainte de sélection	35
35. Contrainte de sélection	36
36. Contrainte de sélection	37
37. Contrainte de sélection	38
38. Contrainte de sélection	39
39. Contrainte de sélection	40
40. Contrainte de sélection	41
41. Contrainte de sélection	42
42. Contrainte de sélection	43
43. Contrainte de sélection	44
44. Contrainte de sélection	45
45. Contrainte de sélection	46
46. Contrainte de sélection	47
47. Contrainte de sélection	48
48. Contrainte de sélection	49
49. Contrainte de sélection	50
50. Contrainte de sélection	51
51. Contrainte de sélection	52
52. Contrainte de sélection	53
53. Contrainte de sélection	54
54. Contrainte de sélection	55
55. Contrainte de sélection	56
56. Contrainte de sélection	57
57. Contrainte de sélection	58
58. Contrainte de sélection	59
59. Contrainte de sélection	60
60. Contrainte de sélection	61
61. Contrainte de sélection	62
62. Contrainte de sélection	63
63. Contrainte de sélection	64
64. Contrainte de sélection	65
65. Contrainte de sélection	66
66. Contrainte de sélection	67
67. Contrainte de sélection	68
68. Contrainte de sélection	69
69. Contrainte de sélection	70
70. Contrainte de sélection	71
71. Contrainte de sélection	72
72. Contrainte de sélection	73
73. Contrainte de sélection	74
74. Contrainte de sélection	75
75. Contrainte de sélection	76
76. Contrainte de sélection	77
77. Contrainte de sélection	78
78. Contrainte de sélection	79
79. Contrainte de sélection	80
80. Contrainte de sélection	81
81. Contrainte de sélection	82
82. Contrainte de sélection	83
83. Contrainte de sélection	84
84. Contrainte de sélection	85
85. Contrainte de sélection	86
86. Contrainte de sélection	87
87. Contrainte de sélection	88
88. Contrainte de sélection	89
89. Contrainte de sélection	90
90. Contrainte de sélection	91
91. Contrainte de sélection	92
92. Contrainte de sélection	93
93. Contrainte de sélection	94
94. Contrainte de sélection	95
95. Contrainte de sélection	96
96. Contrainte de sélection	97
97. Contrainte de sélection	98
98. Contrainte de sélection	99
99. Contrainte de sélection	100

ETUDE THEORIQUE ET EXPERIMENTALE DE L'EVOLUTION
DE PETITES POPULATIONS PAR LA NOTION DE CONTRAINTE.

	<u>Pages</u>
<u>INTRODUCTION</u>	1
<u>PREMIERE PARTIE</u>	3
I. Résumé des notions utilisées	3
A. Description succincte du modèle employé	3
B. Les relations entre gènes	5
C. Les coefficients de contrainte, l'écriture des équations stochastiques	10
D. Exemple d'utilisation des coefficients de contrainte	12
II. Expérience biologique - Expérience analogique	21
<u>DEUXIEME PARTIE</u>	24
Expérience de contrôle : Evolution d'une petite population homogame .	24
I. Conditions expérimentales - Ecriture des équations	24
II. Expériences analogiques de contrôle	38
<u>TROISIEME PARTIE</u>	47
I. Enoncé du problème - Conditions expérimentales	47
II. Ecriture des équations - Calcul des solutions	49
III. Calcul automatique des résultats	61
IV. Expériences analogiques de contrôle	72
V. Expérience biologique d'illustration	80
A. Conditions générales	80
B. Choix des souches	81
C. Inventaire de situations pouvant entraîner certaines formes de sélection et solutions adoptées pour en limiter les effets	87
D. Matériel et méthodes	92
E. Comptages préalables	95
F. Résultats	99
<u>DISCUSSION</u>	111

ANNEXES

Annexe I. Le génotype général.

Annexe II. Description détaillée de la 2ème expérience analogique.

Annexe III. Description détaillée de la 3ème expérience analogique.

Annexe IV. Etablissement des équations de passage dans le cas où les N_1 mâles purs A/A sont dispersés dans la population P.

I N T R O D U C T I O N

Après MENDEL au siècle dernier, et GALTON qui furent à l'origine de la génétique, R.A. FISHER démontre que l'hérédité continue peut être expliquée par le mécanisme génique, et il donne les formules de corrélation entre deux individus apparentés non consanguins dans un certain nombre de cas particuliers (1918).

Ensuite S. WRIGHT généralise ces résultats en introduisant le coefficient de consanguinité (ou coefficient of inbreeding) qui est une corrélation linéaire entre zygotes non consanguins (1923).

En 1948, G. MALECOT publie "Les Mathématiques de l'Hérédité" où il introduit deux nouveaux concepts, le coefficient de consanguinité f_I , probabilité que deux loci homologues d'un zygote I soient identiques parce qu'issus sans mutation d'un même locus ancêtre, et le coefficient de parenté ϕ_{IJ} entre deux zygotes I et J qui est la probabilité que deux loci homologues de deux zygotes I et J soient identiques, parce qu'issus sans mutation d'un même locus ancêtre.

Prolongeant l'oeuvre de G. MALECOT, M. GILLOIS définit en 1964 les coefficients d'identité, qui sont les probabilités qu'un certain nombre de gènes, appartenant à un certain nombre de zygotes, se trouvent dans une situation d'identité S .

Constatant enfin que deux gènes pouvaient être non identiques et cependant rester en même temps liés (non indépendants), il introduisit alors la notion de contrainte (La Relation de dépendance en génétique - La Haye, 1965).

Cette notion originale lui permit de donner des méthodes générales d'étude des questions ayant trait à la Génétique des populations, et d'en résoudre complètement plusieurs.

Le dessein de ce travail est d'utiliser la Contrainte pour prévoir l'évolution de certaines populations soumises artificiellement à des lois d'appariement diverses.

Or, aucune expérience n'a encore exploité ce concept. Il convient donc, avant de l'appliquer à l'étude de problèmes importants, de tester par des expériences simplifiées la "validité" des résultats qu'il fournit.

Cette étude comporte donc trois parties :

La première est une étude assez détaillée des notions utilisées dans les suivantes.

La seconde est une expérience simple et analogique de contrôle, où l'on compare les courbes théoriques d'évolution d'une population partiellement homogame à l'évolution moyenne d'un ensemble de populations indépendantes entre elles, soumises à la loi d'homogamie.

Dans la troisième partie est étudié en détail un problème zootechnique précis, en faisant appel à la notion de contrainte.

Une expérience d'illustration, effectuée sur *Drosophiles*, illustre enfin ces résultats, et peut servir de modèle à des essais similaires sur d'autres organismes.

P R E M I E R E P A R T I E

I. RESUME DES NOTIONS UTILISEES

Cette étude se situe dans le cadre d'un modèle logique général, mais ne fait appel qu'à une partie des notions qui le composent. Seuls seront décrits ici les éléments nécessaires à la compréhension des expériences qui suivent, et définis les termes dont il convient de préciser exactement le sens qui leur est affecté (1).

Conditions particulières de l'expérience.

- Seuls deux allèles d'un même locus sont considérés ici. Ce locus est situé sur un autosome; il n'y a donc pas lieu de distinguer le rôle génétique des mâles et des femelles.
- Les mutations éventuelles sont négligées.
- Le nombre de reproducteurs mâles et femelles reste constant à chaque génération.
- Les générations des populations considérées sont disjointes : les accouplements n'ont lieu qu'entre zygotes d'une même génération.
- Tous les types de couples sont également féconds en probabilité.
- Il n'existe pas de forme d'homogamie autre que celle considérée : un couple non homogame est composé de conjoints pris au hasard dans la génération.
- Aucune sélection ne doit être liée aux gènes considérés, par conséquent la ségrégation des caractères est strictement mendélienne.

A. DESCRIPTION SUCCINCTE DU MODELE EMPLOYE.

Ce modèle est composé d'objets définis :

Les gènes, les groupes de linkage, les gamètes, les zygotes, les sexes, les générations, la population, le temps.

"Un gène est une quantité d'information quasi-stable dont l'hypothèse d'existence est nécessaire et suffisante pour expliquer la ségrégation mendélienne". Une telle définition peut aussi bien recouvrir un seul nucléotide qu'un fragment étroit de chromosome, en l'absence de recombinaison dans

(1) Pour complément d'information, se reporter aux ouvrages de M. GILLOIS (cf. Bibliographie).

cette fraction. Dans ces expériences, seuls interviendront deux allèles absolument stables, notés A et Z , d'un locus donné.

"La Population P est l'ensemble des zygotes ayant existé au cours de l'expérience".

"Une génération zygotique à l'instant t d'une population P donnée, notée $G_p(t)$, est l'ensemble des zygotes de P vivant à l'instant t , donc contemporains". P est la réunion de ses générations.

"Une génération zygotique utile à l'instant t d'une population P donnée est le sous-ensemble des zygotes de $G_p(t)$ ayant effectivement eu des descendants".

Ici, les populations sont composées de générations disjointes, c'est-à-dire que tous les zygotes d'une génération donnée ont le même ordre de descendance par rapport à ceux de la génération à l'origine $G_p(0)$. On peut alors repérer la génération, non par l'instant t mais par l'ordre de descendance des zygotes qui la composent. Par exemple, pour une population de *Drosophiles*, la génération initiale sera appelée $G_p(0)$. Les zygotes qui la forment pondent, puis meurent tous avant l'éclosion du premier oeuf. Leurs descendants immédiats forment alors la génération notée $G_p(1)$ et ainsi de suite. Jamais $G_p(0)$ et $G_p(1)$, ni $G_p(n)$ et $G_p(n+1)$ n'ont été réunies.

Des opérations peuvent être appliquées à ces objets :

- . l'autoreproduction conforme et la mutation aux gènes,
- . la fécondation aux couples de gamètes,
- . la méiose aux zygotes, l'accouplement aux zygotes de sexes opposés,
- . la réunion de deux générations appartenant à deux populations distinctes.

Des relations peuvent enfin lier certains objets entre eux :

La relation d'ordre chronologique aux zygotes, aux générations, et surtout quatre relations d'équivalence (1) entre gènes et loci ont été introduites par M. GILLOIS.

Nous nous efforcerons de montrer d'une part quel phénomène biologique elles recouvrent, d'autre part comment elles permettent d'écrire sous forme probabiliste ce phénomène.

(1) Au sens mathématique du mot, c'est-à-dire que ces relations sont réflexives, symétriques et transitives.

B. LES RELATIONS ENTRE GENES.

1. L'HOMOLOGIE.

Tous les gènes d'une espèce donnée peuvent être situés sur la carte factorielle de l'espèce. Deux gènes situés au même point agissent sur les mêmes caractères. Chaque zygote possède deux gènes situés au même point de la carte factorielle des deux chromosomes homologues qui les portent, et c'est l'action conjointe de ces deux gènes qui détermine le caractère.

Deux gènes situés au même point sont dits homologues, sinon ils sont dits non homologues. On peut classer tous les gènes d'une population en "classes d'homologues". Une classe d'homologues, ou d'homologie, comporte tous les gènes de la population situés au même point de la carte factorielle de l'espèce.

L'Homologie est une relation d'équivalence que nous pouvons définir ainsi : "Un gène est son propre homologue; deux gènes sont homologues s'ils s'excluent toujours dans les quatre produits de la méiose".

On désigne par locus d'un gène sa classe d'homologie.

2. L'ISOACTION.

L'existence d'un gène est d'abord repérée par ses effets; il paraît donc naturel de grouper entre eux les gènes homologues ayant les mêmes effets.

Définition : "deux gènes homologues sont dits isoactifs si leurs effets sur l'ensemble des caractères observés sont indiscernables".

Cette relation entre gènes homologues est réflexive, symétrique et transitive, donc elle est d'équivalence.

On peut par conséquent grouper l'ensemble des gènes d'un locus en classes d'isoaction, qui forment une partition de cet ensemble.

Deux gènes homologues non isoactifs sont dits hétéroactifs.

Par extension, on dira d'un zygote porteur de deux gènes homologues isoactifs (respectivement "hétéroactifs") que ce zygote est "en état d'isoaction" (respectivement "d'hétéroaction") ou qu'il est "isoactif" (respectivement "hétéroactif").

Deux allèles sont deux gènes homologues hétéroactifs : la relation d'allélisme n'est pas d'équivalence, et est mathématiquement peu commode.

3. L'IDENTITE.

Tout gène provient nécessairement d'un autre gène par autoreproduction conforme (en l'absence de mutation); deux gènes issus d'un même gène ancêtre sont donc liés par leur exacte ressemblance, qui a pour première conséquence leur iso-activité.

Définition : "deux gènes homologues sont dits identiques s'ils descendent sans mutation d'un même gène ancêtre, ou si l'un est issu de l'autre sans mutation".

La relation d'identité est d'équivalence, car elle est réflexive, symétrique et transitive. Elle permet de grouper l'ensemble des gènes homologues d'une population en classes d'identité.

Il importe de bien distinguer l'Identité définie par G. MALECOT et qui concerne les loci, de celle définie par M. GILLOIS et qui relie des gènes.

L'identité recouvre donc exactement le phénomène d'autoreproduction conforme des gènes. Ceci permet de voir qu'il convient de distinguer 2 types de mutations, celles qui affectent l'identité sans changer l'action, et celles qui touchent au contraire l'une et l'autre.

4. LA CONTRAINTE.

Considérons deux gènes, et supposons-les liés par une relation binaire, par exemple "être différents", appartenir à un même chromosome, ou à un même zygote, ou à deux frères, etc... Une connaissance sur l'un de ces gènes peut, du fait de cette relation, nous apporter des informations sur l'autre.

Exemples : Si deux gènes sont identiques, toute connaissance sur l'un peut être transférée à l'autre.

Plus précisément, dans la théorie de C. SHANNON est définie la Quantité d'Incertitude J attachée à un objet pouvant être dans n états (1, 2, ..., n), chacun avec la probabilité $(p_1, p_2, \dots, p_n)$, par la relation :

$$J = \sum_{j=1}^{j=n} p_j \text{ colog } p_j$$

que cette particule soit un électron, un atome, une molécule ou un gène.

Considérons alors deux gènes liés par une relation binaire. Supposons connu le premier gène, soit i par exemple. Les probabilités conditionnelles que le deuxième soit 1, 2, ... ou n sachant que le premier est i sont alors $(p_1^i, p_2^i, \dots, p_n^i)$.

La quantité d'incertitude sur ce deuxième gène est donc :

$$J' = \sum_{j=1}^{j=n} p_j' \operatorname{colog} p_j'$$

Si J' est inférieur à J , c'est que la connaissance du premier gène nous informe sur le second.

Si J' est au contraire supérieur à J , cela signifie que la connaissance de ce premier gène nous rend plus perplexé quant au second.

Si $J' = J$, ou bien $p_j' = p_j$ quel que soit j , c'est-à-dire que les gènes sont indépendants, ou bien, pour une série de raisons propres à ce cas particulier, la relation binaire aboutit à laisser aussi grande notre incertitude.

Exemples : Considérons des gènes homologues pris dans un ensemble contenant seulement deux classes d'identité $[A]$ et $[a]$ de même taille : la probabilité a priori de tirer A dans un zygote quelconque est $p = \frac{1}{2}$, celle de tirer a est aussi $q = \frac{1}{2}$.

La quantité d'incertitude attachée à un gène de ce locus est donc :

$$J = \frac{1}{2} \operatorname{colog} \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \operatorname{colog} \frac{1}{2} = \log 2 \simeq 0,30103.$$

a). Considérons alors un couple de gènes que nous savons identiques. Si l'un est A , alors l'autre le sera aussi, donc :

$$p' = 1 \quad ; \quad q' = 0$$

$$J' = 1 \operatorname{colog} 1 = 0$$

quand deux gènes sont identiques, l'incertitude sur le deuxième gène est nulle quand on connaît le premier.

b). Considérons maintenant deux gènes appartenant à deux pleins frères. La probabilité qu'ils soient issus du même gène parental est $\frac{1}{4}$, dans ce cas ils sont identiques, sinon pour une population infinie ils sont indépendants.

Supposons que le premier soit A , dans ce cas :

$$p' = \frac{1}{4} + \frac{3}{4} \times p = \frac{5}{8} \quad ; \quad q' = \frac{3}{4} \times q = \frac{3}{8}$$

$$J' = \frac{5}{8} \operatorname{colog} \frac{5}{8} + \frac{3}{8} \operatorname{colog} \frac{3}{8} \simeq 0,28731 < 0,30103 = J.$$

Dans ce cas, l'appartenance à deux pleins frères nous permet, connaissant l'un des gènes, de mieux connaître le second.

Il n'en est pas toujours ainsi.

c). Supposons maintenant que les classes d'identité ne soient plus de la même taille mais que les classes de A et de a soient dans le rapport 3 à 4, c'est-à-dire que :

$$p = \frac{3}{7} \quad \text{et} \quad q = \frac{4}{7}$$

$$J = \frac{4}{7} \operatorname{colog} \frac{4}{7} + \frac{3}{7} \operatorname{colog} \frac{3}{7}$$

Considérons alors deux gènes appartenant à des pleins frères comme précédemment, si le premier est A, alors pour le second :

$$p' = \frac{3}{4} p + \frac{1}{4} = \frac{3 \times 3}{4 \times 7} + \frac{1}{4} = \frac{9+7}{28} = \frac{16}{28} = \frac{4}{7} ; \quad q' = \frac{3}{4} q = \frac{3}{4} \times \frac{4}{7} = \frac{3}{7}$$

alors :

$$J' = \frac{3}{7} \operatorname{colog} \frac{3}{7} + \frac{4}{7} \operatorname{colog} \frac{4}{7} = J.$$

Savoir que l'un des gènes est A nous laisse aussi incertain sur l'autre.

d). Supposons enfin que les deux classes soient très inégales, par exemple que :

$$p = 10^{-4} \quad \text{et} \quad q = 1 - 10^{-4}$$

$$J = 10^{-4} \operatorname{colog} 10^{-4} + (1 - 10^{-4}) \operatorname{colog} (1 - 10^{-4}) < 10^{-3}$$

Considérons toujours deux gènes appartenant à deux pleins frères, si le premier est A alors pour le second :

$$p' = \frac{3}{4} 10^{-4} + \frac{1}{4} \simeq \frac{1}{4} ; \quad q' = \frac{3}{4} (1 - 10^{-4}) \simeq \frac{3}{4}$$

$$J' = \frac{1}{4} \operatorname{colog} \frac{1}{4} + \frac{3}{4} \operatorname{colog} \frac{3}{4} \simeq 0,243 \gg J$$

Avant de savoir que l'un des frères portait A, nous étions quasi certain que les deux gènes étaient a. Après, l'incertitude sur le gène porté par l'autre frère est très grande.

Nous voyons donc que les gènes d'une population, du fait des lois de la génétique, du fait des types de croisements, du fait des sélections, ne sont pas toujours indépendants les uns des autres, nous disons qu'ils sont soumis à des contraintes.

Certaines de ces contraintes sont "mécaniques", car elles sont la conséquence de mécanismes de la reproduction, et elles agissent quel que soit le gène du locus considéré, d'autres au contraire sont "vitales", car elles sont dues à des choix opérés sur les organismes biologiques constitués, soit les gamètes, soit les zygotes : ce sont l'homogamie, les sélections, les distances géographiques, les écarts d'âge, etc..

Une forme particulière de contrainte entre gènes homologues intervient dans cette théorie : celle où l'information sur les gènes a trait à leur action; la connaissance de l'action d'un gène nous permettra ainsi de connaître avec certitude celle de l'autre s'il est contraint au premier.

C'est un homomorphisme de l'ensemble des contraintes sur l'ensemble des gènes dans l'ensemble des contraintes sur l'ensemble des actions des gènes qui peut être assimilé à une projection.

Deux gènes sont dits isocontraints lorsqu'ils sont soumis à des contraintes qui entraînent leur isoaction. De même, ils sont dits hétérocontraints quand celles-ci entraînent leur hétéroaction. Enfin, deux gènes qui ne sont soumis à aucune contrainte sont dits non-contraints.

Par extension, nous dirons d'un zygote donné qu'il est en état d'isocontrainte (respectivement d'hétérocontrainte, de non-contrainte) ou plus simplement que ce zygote est isocontraint (respectivement hétérocontraint, non-contraint) si le couple de gènes homologues qu'il porte est en état d'isocontrainte (respectivement d'hétérocontrainte, de non-contrainte). La relation de contrainte est une relation réflexive, symétrique et transitive, donc d'équivalence, qui permet de séparer les gènes en deux classes : ceux qui sont contraints, ceux qui ne le sont pas.

Parmi les gènes contraints, la relation d'isocontrainte est une relation d'équivalence, qui permet de séparer les gènes en classes d'isocontrainte. La relation d'hétérocontrainte, comme la relation d'allélisme, n'est pas une relation d'équivalence car elle n'est ni réflexive, ni transitive.

Il est maintenant possible de déterminer la probabilité que deux gènes donnés soient dans un état de contrainte donné connaissant les lois d'accouplement qui lient les zygotes de la population. Cette probabilité est le coefficient de contrainte liant ces deux gènes.

C. LES COEFFICIENTS DE CONTRAINTE. L'ECRITURE DES EQUATIONS STOCHASTIQUES.

Considérons une certaine population P, et une certaine génération zygotique G(n) de P.

Soit un seul locus (une seule classe d'homologie) porteur de deux classes d'isoaction seulement, notées (A) et (Z) (biallélisme).

Prenons alors au hasard dans G(n) un zygote I, et considérons le couple de gènes qu'il porte. Ces deux gènes ont la probabilité :

$F_1(n)$ d'être isocontraints

$F_2(n)$ d'être hétérocontraints, et

$F_3(n)$ d'être non-contraints.

Seuls ces 3 états sont possibles, donc : $F_1(n) + F_2(n) + F_3(n) = 1$.

Prenons maintenant au hasard dans G(n) deux zygotes I et J et considérons l'un quelconque des deux gènes de I, et l'un quelconque des deux gènes de J, ils ont la probabilité :

$\phi_1(n)$ d'être isocontraints

$\phi_2(n)$ d'être hétérocontraints, et

$\phi_3(n)$ d'être non-contraints.

Ce sont les seuls états possibles, donc $\phi_1(n) + \phi_2(n) + \phi_3(n) = 1$.

Ces six probabilités sont les coefficients de contrainte de la génération G(n) introduits par GILLOIS M. (1965).

Soient [A] et [Z] les deux classes d'isoaction de notre population. Un gène est donc soit A, soit Z.

La probabilité a priori de tirer A est p(n), celle de tirer Z est q(n)
 $p(n) + q(n) = 1$.

La probabilité qu'un zygote ait le génotype (AA) à la génération n est P(n)

La probabilité qu'un zygote ait le génotype (AZ) à la génération n est 2Q(n)

La probabilité qu'un zygote ait le génotype (ZZ) à la génération n est R(n)

$P(n) + 2Q(n) + R(n) = 1$. Ces trois probabilités définissent la structure de la génération.

Considérons maintenant l'ensemble des "zygotes isocontraints".

La probabilité de tirer le gène A d'un zygote de cet ensemble est $p_1(n)$.

Soit l'ensemble des "zygotes hétérocontraints". La probabilité de tirer le gène A d'un zygote de cet ensemble est $p_2(n)$.

Soit enfin l'ensemble des zygotes non-contraints. La probabilité de tirer le gène A d'un zygote de cet ensemble est $p_3(n)$.

Naturellement : $p_1(n) + q_1(n) = 1$; $p_2(n) + q_2(n) = 1$; $p_3(n) + q_3(n) = 1$.

$p_1(n)$, $p_2(n)$, $p_3(n)$ sont les probabilités de tirer le gène A d'un zygote sachant qu'il est dans un état de contrainte donnée, $p(n)$ la probabilité a priori de tirer A d'un zygote de $G(n)$. Donc :

$$F_1(n) p_1(n) + F_2(n) p_2(n) + F_3(n) p_3(n) = p(n).$$

Il n'y a aucune raison de penser que $p_1(n) = p_2(n) = p_3(n) = p(n)$. Il a cependant fallu les résultats d'expériences analogiques pour déceler une incohérence dans les résultats de la théorie primitive, où n'avait pas été établie la distinction entre probabilité a priori de tirer le gène A d'un zygote de $G(n)$, et probabilité conditionnelle sachant que ce zygote était dans une situation de contrainte donnée.

Dans le cas de biallélisme, nous pouvons écrire a priori que $p_2(n) = \frac{1}{2}$ quel que soit n ; en effet, tout zygote hétérocontraint est porteur de A et de Z. Mais il nous manque une équation permettant de préciser les valeurs de $p_1(n)$ et $p_3(n)$. Une solution élégante et globale a été donnée à ce problème par M. GILLOIS, elle est exposée en annexe. Pour notre part, nous avons introduit une approximation et posé :

$$p_1(n) = p_3(n) = p'(n)$$

Alors les équations deviennent :

$$p'(n) F_1(n) + \frac{1}{2} F_2(n) + p'(n) F_3(n) = p(n)$$

Soit :

$$p'(n) \left[1 - F_2(n) \right] = p(n) - \frac{1}{2} F_2(n)$$

Quelle est alors la probabilité qu'un zygote soit (AA) ?

Si ce zygote est isocontraint, il faut qu'un de ses gènes soit A, s'il est non contraint, il faut que les deux le soient, donc :

$$P(n) = F_1(n) p_1(n) + F_3(n) p_3^2(n) = F_1(n) p'(n) + F_3(n) p'^2(n)$$

Probabilité qu'un zygote soit (AZ) :

$$2Q(n) = F_2(n) \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right) + 2F_3(n) p_3(n) q_3(n) = F_2(n) + 2F_3(n) p'(n) q'(n)$$

Probabilité que ce zygote soit (ZZ) :

$$R(n) = F_1(n) q_1(n) + F_3(n) q_3^2(n) = F_1(n) q'(n) + F_3(n) q'^2(n)$$

D. EXEMPLE D'UTILISATION DES COEFFICIENTS DE CONTRAINTE.

Soit une petite population P, soumise à la panmixie. Supposons que les générations zygotiques utiles soient de même taille et comportent N_1 mâles et N_2 femelles. Considérons un seul locus comportant 2 classes d'isoaction (biallélisme) (A) et (Z).

Une génération $G(n)$ est définie par :

$$\left[N_1, N_2, F_1(n), F_2(n), F_3(n), \phi_1(n), \phi_2(n), \phi_3(n), p(n) \right].$$

Considérons un zygote de $G(n+1)$. La probabilité $F_1(n+1)$ qu'il soit isocontraint est la probabilité que le gène qu'il a reçu de son père et celui qu'il a reçu de sa mère le soient. Comme les parents se sont choisis au hasard, c'est $\phi_1(n)$ soit :

$$F_1(n+1) = \phi_1(n)$$

de même :

$$F_2(n+1) = \phi_2(n)$$

$$F_3(n+1) = \phi_3(n)$$

Considérons ensuite deux zygotes I et J de $G(n+1)$. La probabilité qu'un gène tiré au hasard de I et qu'un gène tiré au hasard de J soient isocontraints est $\phi_1(n+1)$. Deux cas sont possibles :

1er cas : ces deux gènes sont issus d'un parent commun aux deux zygotes, cet événement a la probabilité $\frac{1}{4} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right) = \frac{1}{N}$. N est l'effectif génétique de la génération zygotique utile.

Si ces deux gènes sont issus du même gène parental (probabilité $\frac{1}{2}$), ils sont identiques donc isocontraints, s'ils sont chacun issus d'un gène homologue différent (probabilité $\frac{1}{2}$), ils sont isocontraints si ces deux gènes l'étaient (probabilité $F_1(n)$).

2ème cas : ces deux gènes ne sont pas issus d'un même parent, probabilité $(1 - \frac{1}{N})$.

Dans ce cas, ils proviennent de deux gènes tirés au hasard de deux zygotes quelconques de la génération zygotique utile de $G(n)$, donc ils sont isocontraints avec la probabilité $\phi_1(n)$. Soit en définitive :

$$\phi_1(n+1) = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{2} + \frac{F_1(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \phi_1(n)$$

de même :

$$\phi_2(n+1) = \frac{1}{N} \left(\frac{0}{2} + \frac{F_2(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \phi_2(n)$$

$$\phi_3(n+1) = \frac{1}{N} \left(\frac{0}{2} + \frac{F_3(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \phi_3(n)$$

Nous vérifions aussitôt que :

$$F_1(n+1) + F_2(n+1) + F_3(n+1) = 1.$$

$$\phi_1(n+1) + \phi_2(n+1) + \phi_3(n+1) = 1.$$

Calculons enfin $p(n+1)$, la probabilité a priori de tirer le gène A d'un zygote de $G(n+1)$. Si ce gène est issu d'un zygote (AA) de $G(n)$ il sera A, s'il est issu d'un zygote (AZ) il aura une chance sur deux d'être A, donc en l'absence de sélection, on a :

$$p(n+1) = P(n) + Q(n)$$

Or, il est bien évident que :

$$P(n) + Q(n) = p(n)$$

par conséquent :

$$p(n+1) = p(n) \text{ en absence de sélection.}$$

donc

$p(n) = p(0) = p$

quel que soit n .

Dans une population panmictique, la probabilité a priori de tirer l'un des gènes est constante de génération en génération. Il n'en est pas de même de la probabilité conditionnelle de tirer le gène A, sachant que le zygote d'où il est tiré n'est pas hétérocontraint. En effet :

$$p'(n) \left[1 - F_2(n) \right] + \frac{1}{2} F_2(n) = p(n) = p$$

soit :

$$p'(n) = \frac{1}{2} \times \frac{2p - F_2(n)}{1 - F_2(n)}$$

On peut améliorer cette expression en posant :

$$\pi'(n) + \frac{1}{2} = p'(n)$$

et $\pi + \frac{1}{2} = p$

on trouve :

$$\frac{1}{2} + \pi'(n) = \frac{1}{2} \frac{1 - F_2(n) + 2\pi}{1 - F_2(n)}$$

soit :

$$\pi'(n) = \frac{\pi}{1 - F_2(n)} \quad ; \quad p'(n) = \frac{1}{2} \frac{p - \frac{1}{2}}{1 - F_2(n)}$$

Conséquence : si $F_2(n) = 0$: $\pi'(n) = \pi$. C'est ce qui se passe dans les populations panmictiques où $F_2(n) = 0$ quel que soit n si $F_2(0) = 0$.

En outre $|\pi'(n)| \leq 0,5$ donc $\left| \frac{\pi}{1 - F_2(n)} \right| \leq 0,5$ soit pour $\pi \geq 0$;

$$\frac{\pi}{1 - F_2(n)} \leq 0,5 \quad 2\pi \leq 1 - F_2(n) \quad ; \quad F_2(n) \leq 1 - 2\pi = 2 \left(\frac{1}{2} - \pi \right) = 2q \quad ;$$

$$F_2(n) \leq 2q$$

résultat évident : en effet $2Q(n) = F_2(n) + 2F_3(n) p'(n) q'(n)$, donc $F_2(n)$ est maximum, à $p'(n) q'(n)$ et $Q(n)$ donnés, pour $F_3(n) = 0$. Dans ce

cas le maximum de $Q(n)$ est obtenu quand tout gène Z appartient à un hétérozygote, et quand les gènes A excédentaires appartiennent à des homozygotes AA , alors $2q = 2Q(n) = F_2(n)$. Dans tous les autres cas, $2q \geq 2Q(n) \geq F_2(n)$.

Remarquons enfin que si $\pi = 0$, alors $\pi^i(n) = 0$ quel que soit n , soit:

$$\boxed{p = q = p(n) = q(n) = p^i(n) = q^i(n) = \frac{1}{2}} \quad \text{quel que soit } n.$$

Les équations stochastiques définissant l'évolution d'une petite population soumise à la panmixie s'écrivent ainsi :

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right) \quad \text{générateurs : } N_1 \text{ mâles, } N_2 \text{ femelles.}$$

$$\text{I. } F_1(n+1) = \phi_1(n) \quad \text{I.bis } \phi_1(n+1) = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{2} + \frac{F_1(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \phi_1(n)$$

$$\text{II. } F_2(n+1) = \phi_2(n) \quad \text{II.bis } \phi_2(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \phi_2(n)$$

$$\text{III. } F_3(n+1) = \phi_3(n) \quad \text{III.bis } \phi_3(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \phi_3(n)$$

$$\text{IV. } p(n) = \frac{1}{2} + \pi = p \quad ; \quad q(n) = \frac{1}{2} - \pi = q$$

$$\text{V. } p^i(n) = \frac{1}{2} + \pi^i(n) \quad ; \quad \pi^i(n) = \frac{\pi}{1 - F_2(n)} \quad ; \quad (p^i(n) = \frac{1}{2} + \frac{p - \frac{1}{2}}{1 - F_2(n)})$$

$$p^i(n) + q^i(n) = 1.$$

$$\text{VI. } \begin{cases} P(n) = \left[F_1(n) + F_3(n) p^i(n) \right] p^i(n) \\ 2Q(n) = F_2(n) + 2F_3(n) p^i(n) q^i(n) \\ R(n) = \left[F_1(n) + F_3(n) q^i(n) \right] q^i(n) \end{cases}$$

Résolution de ces équations

Les systèmes II et III sont identiques et indépendants; ils se traitent immédiatement par les vecteurs. Exemple pour $F_3(n)$:

$$\begin{vmatrix} F_3(n) \\ \phi_3(n) \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 1 \\ \frac{1}{2N} & (1 - \frac{1}{N}) \end{vmatrix} \times \begin{vmatrix} F_3(n) \\ \phi_3(n) \end{vmatrix} \begin{matrix} \text{Les valeurs propres} \\ s_1 \text{ et } s_2 \text{ sont} \\ \text{solutions de l'équa-} \\ \text{tion:} \end{matrix} \begin{vmatrix} -s & 1 \\ \frac{1}{2N} & (1 - \frac{1}{N} - s) \end{vmatrix} = 0$$

$$\text{soit : } s^2 - (1 - \frac{1}{N})s - \frac{1}{2N} = 0 \quad : \quad \Delta = (1 - \frac{1}{N})^2 + \frac{2}{N} = 1 + \frac{1}{N^2}$$

$$\begin{cases} s_1 = \frac{1}{2} \left[1 - \frac{1}{N} + \sqrt{1 + \frac{1}{N^2}} \right] \\ s_2 = \frac{1}{2} \left[1 - \frac{1}{N} - \sqrt{1 + \frac{1}{N^2}} \right] \end{cases}$$

simplifiables pour N suffisamment grand en :

$$\begin{cases} s_1 = 1 - \frac{1}{2N} + \frac{1}{4N^2} > 0 \\ s_2 = -\frac{1}{2N} - \frac{1}{4N^2} < 0 \end{cases}$$

Nous pouvons donner la solution du système III sous la forme :

$$F_3(n) = A_3 s_1^n + B_3 s_2^n$$

$$\phi_3(n) = C_3 s_1^n + D_3 s_2^n$$

de même :

$$F_2(n) = A_2 s_1^n + B_2 s_2^n$$

$$\phi_2(n) = C_2 s_1^n + D_2 s_2^n$$

et enfin calculer $F_1(n)$ et $\phi_1(n)$ sous les formes :

$$F_1(n) = 1 - F_2(n) - F_3(n) \quad \text{et} \quad \phi_1(n) = 1 - \phi_2(n) - \phi_3(n)$$

Les constantes $A_2, B_2, C_2, D_2, A_3, B_3, C_3, D_3$ sont définies par les conditions à la génération $G(0)$.

Exemple :

Soit une population P infinie panmictique. Considérons un locus porteur de deux classes d'isoaction (A) et (Z) (biallélisme). Soit $p = 0,8$ la fréquence de A, $q = 0,2$ celle de Z.

La structure de cette population, d'après la loi de HARDY-WEINBERG :

$$P(0) = 0,64 ; \quad 2Q(0) = 0,32 ; \quad R(0) = 0,04.$$

Tirons au hasard dans cette population 5 mâles et 5 femelles reproducteurs, qui formeront la génération zygotique zéro utile. Étudions leur descendance de génération en génération, sachant que chaque génération zygotique utile comporte $N_1 = 5$ mâles et $N_2 = 5$ femelles, tirés au hasard des descendants de la génération zygotique utile précédente.

$$N_1 = 5 ; \quad N_2 = 5 \quad ; \quad \frac{1}{N} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{5} + \frac{1}{5} \right) = \frac{1}{10} ; \quad N = 10 (= N_1 + N_2)$$

$$s_1 = \frac{1}{2} \cdot \left[1 - 0,1 + \sqrt{1 + 0,01} \right] \simeq \frac{1}{2} \left[1 - 0,1 + 1 + 0,005 \right] = 0,9525$$

$$s_2 = \frac{1}{2} \left[1 - 0,1 - \sqrt{1 + 0,01} \right] \simeq \frac{1}{2} \left[1 - 0,1 - 1 - 0,005 \right] = - 0,0525$$

A la génération origine n'existe aucune contrainte entre les gènes, donc

$$F_1(0) = F_2(0) = \phi_1(0) = \phi_2(0) = 0 ; \quad F_3(0) = \phi_3(0) = 1.$$

$$\begin{cases} A_3 (0,9525)^0 + B_3 (-0,0525)^0 = A_3 + B_3 = 1 \\ C_3 (0,9525)^0 + D_3 (-0,0525)^0 = C_3 + D_3 = 1 \end{cases}$$

$$\text{de même : } \begin{cases} A_2 + B_2 = 0 \\ C_2 + D_2 = 0 \end{cases}$$

$$F_3(1) = \phi_3(0) = 1$$

$$\phi_3(1) = \frac{1}{2N} F_3(1) + (1 - \frac{1}{N}) \phi_3(1) = 1 - \frac{1}{2N} = 0,95$$

$$\text{donc : } \begin{cases} A_3 \cdot 0,9525 - B_3 \cdot 0,0525 = 1 \\ C_3 \cdot 0,9525 - D_3 \cdot 0,0525 = 0,95 \end{cases}$$

$$F_2(1) = \phi_2(0) = 0$$

$$\phi_2(1) = \frac{1}{2N} F_2(0) + (1 - \frac{1}{N}) \phi_2(1) = 0$$

$$\text{donc : } \begin{cases} A_2 \cdot 0,9525 - B_2 \cdot 0,0525 = 0 \\ C_2 \cdot 0,9525 - D_2 \cdot 0,0525 = 0 \end{cases}$$

Ces quatre systèmes de deux équations à deux inconnues se résolvent et on trouve :

$$A_2 = B_2 = C_2 = D_2 = 0 : F_2(n) = \phi_2(n) = 0 \text{ quel que soit } n$$

$$A_3 = 1,0472 \quad C_3 = 0,9975$$

$$B_3 = -0,0472 \quad D_3 = 0,0025$$

$$\text{soit : } F_3(n) = (1,0472) \times (0,9525)^n - (0,0472) \times (-0,0525)^n$$

$$\phi_3(n) = (0,9975) \times (0,9525)^n + (0,0025) \times (-0,0525)^n$$

$$\text{donc : } \begin{cases} F_1(n) = 1 - F_2(n) - F_3(n) = 1 - F_3(n) \text{ car } F_2(n) \equiv 0 \\ \phi_1(n) = 1 - \phi_2(n) - \phi_3(n) = 1 - \phi_3(n) \text{ car } \phi_2(n) \equiv 0 \end{cases}$$

$$p(0) = p(n) = 0,8 ; \pi = 0,3 ; \pi'(n) = \frac{0,3}{1 - F_2(n)} = 0,3 ; q'(n) \equiv q(0) \equiv 0,2 ;$$

$$p'(n) \equiv p(0) \equiv 0,8.$$

Nous pouvons donc d'emblée donner la structure moyenne probable d'une telle population à la 10^è génération et à l'infini.

$$F_3(10) = 0,6436 \quad \text{donc} \quad F_1(10) = 0,3564$$

$$F_3(\infty) = 0 \quad \text{donc} \quad F_1(\infty) = 1,00$$

donc :

$$P(10) \simeq 0,8 \times (0,3564 + 0,8 \times 0,6436) \simeq 0,697$$

$$2Q(10) \simeq 2 \times 0,6436 \times 0,8 \times 0,2 \simeq 0,206$$

$$R(10) \simeq 0,2 \times (0,3564 + 0,2 \times 0,6436) \simeq 0,097$$

donc :

$$P(0) = 0,640 \quad P(10) = 0,697 \quad P(\infty) = 0,800$$

$$2Q(0) = 0,320 \quad 2Q(10) = 0,206 \quad 2Q(\infty) = 0,000$$

$$R(0) = 0,040 \quad R(10) = 0,097 \quad R(\infty) = 0,200$$

Reprenons maintenant notre population infinie initiale, et tirons 1 mâle et 1 femelle. Répétons l'expérience précédente avec des générations zygotiques utiles de $N_1 = 1$ mâle, et $N_2 = 1$ femelle, qui seront donc frère et soeur dès la première génération.

$$N_1 = 1 ; N_2 = 1 ; \frac{1}{N} = \frac{1}{4} \times (1 + 1) = \frac{1}{2} ; N = 2 (= N_1 + N_2).$$

$$s_1 = \frac{1}{2} \left[1 - 0,5 + \sqrt{1,25} \right] \simeq 0,809$$

$$s_2 = \frac{1}{2} \left[1 - 0,5 - \sqrt{1,25} \right] \simeq -0,309$$

Comme précédemment :

$$F_1(0) = \phi_1(0) = F_2(0) = \phi_2(0) = 0 ; F_3(0) = \phi_3(0) = 1$$

$$A_2 = B_2 = C_2 = D_2 = 0$$

à la première génération $F_3(1) = 1 ; \phi_3(1) = 0,5 \times 0,5 + 0,5 \times 1 = 0,75.$

$$A_3 + B_3 = 1 \quad A_3 \times 0,809 - B_3 \times 0,309 = 1$$

$$C_3 + D_3 = 1 \quad C_3 \times 0,809 - D_3 \times 0,309 = 0,75$$

$$\text{soit : } A_3 = 1,172 ; \quad B_3 = - 0,172 ; \quad C_3 = 0,947 ; \quad D_3 = 0,053$$

$$\text{donc : } F_3(n) = 1,172 \times (0,809)^n - 0,172 \times (- 0,309)^n \quad F_1(n) = 1 - F_3(n)$$

$$\phi_3(n) = 0,947 \times (0,809)^n + 0,053 \times (- 0,309)^n \quad \phi_1(n) = 1 - \phi_3(n)$$

$$p'(n) = p(n) = p(0) = 0,8 \quad ; \quad q'(n) = q(n) = q(0) = 0,2.$$

Ainsi, aux trois générations 0, 10 et l'infini, la structure probable moyenne d'une telle population est la suivante :

$$F_3(10) = 0,141 \quad \text{donc} \quad F_1(10) = 0,859$$

$$F_3(\infty) = 0 \quad \text{donc} \quad F_1(\infty) = 1,00$$

donc :

$$P(10) = 0,8 (0,859 + 0,8 \times 0,141) = 0,778$$

$$2Q(10) = 2 \times 0,141 \times 0,8 \times 0,2 = 0,045$$

$$R(10) = 0,2 (0,859 + 0,2 \times 0,141) = 0,177$$

donc :

$$P(0) = 0,640 \quad P(10) = 0,778 \quad P(\infty) = 0,800$$

$$2Q(0) = 0,320 \quad 2Q(10) = 0,045 \quad 2Q(\infty) = 0,000$$

$$R(0) = 0,040 \quad R(10) = 0,177 \quad R(\infty) = 0,200$$

Nous observons que la progression vers l'état asymptotique est beaucoup plus rapide dans le cas d'une population frère-soeur.

II. EXPERIENCE BIOLOGIQUE - EXPERIENCE ANALOGIQUE

Les populations étudiées ci-dessus devaient observer un ensemble de conditions importantes :

- l'égale fécondité en probabilité de tous les types de couples,
- la non existence de formes d'homogamie différentes de celles éventuellement considérées dans nos expériences. Cette hypothèse entraîne en particulier qu'en l'absence de choix homogame des conjoints ceux-ci s'accouplent effectivement au hasard,
- l'absence de sélection naturelle ou artificiellement dirigée, par conséquent la stricte observation de la ségrégation mendélienne des caractères.

Or, il est très difficile de trouver du matériel vivant, dont nous soyons sûr qu'il observe effectivement ces quatre conditions, d'autant plus que pour suivre à chaque génération l'évolution de la structure de la population, il faut pouvoir reconnaître le génotype des zygotes par son expression phénotypique, donc utiliser des gènes semi-dominants, qui sont très rares.

Si le matériel vivant utilisé pour expérimenter cette théorie n'observe pas ces conditions, il est presque certain que les courbes expérimentales et calculées seront différentes, mais il sera alors impossible de savoir si ces différences sont seulement dues à la non-conformité de ce matériel aux hypothèses de base ou à une insuffisance de la théorie, ou aux deux à la fois, donc l'expérience n'aura servi à rien.

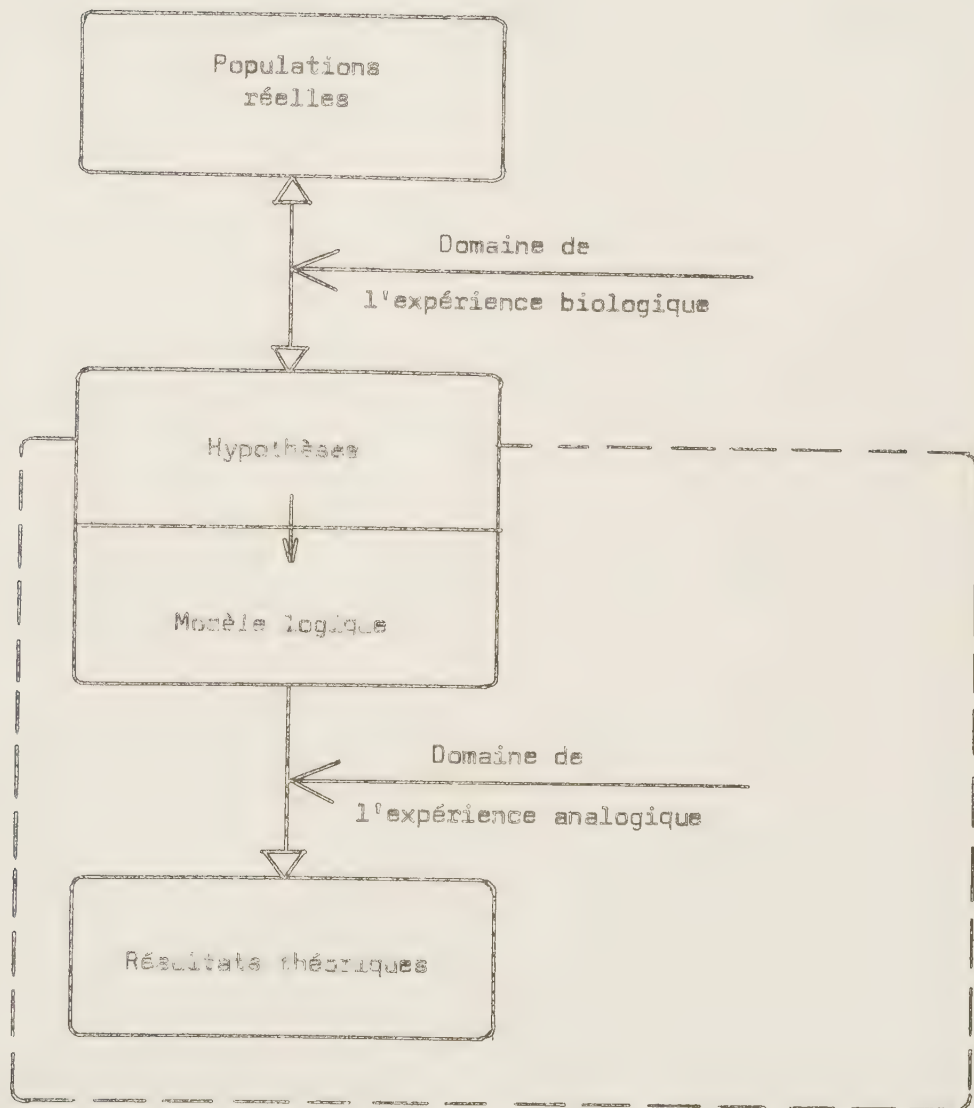
Il est donc nécessaire, avant de mettre en oeuvre une expérience biologique complexe, de réaliser une expérience parfaite, où les conditions imposées seront parfaitement observées, ceci non pas en utilisant des animaux mais une représentation analogique de ceux-ci, c'est-à-dire en faisant une expérience analogique non-mécaniste simulant l'expérience biologique.

Deux cas sont alors possibles :

- ou un écart entre les prévisions et les résultats expérimentaux apparaît, c'est ce qui est primitivement arrivé. Il est alors sûr que l'étude théorique a été mal menée ou que les calculs sont faux.
- ou bien les résultats analogiques concordent avec les calculs, cette concordance confirme alors la rigueur et l'exactitude de l'analyse et des calculs. Compte tenu des hypothèses, la solution est donc certainement juste.

Ensuite seulement, ayant la certitude d'utiliser une méthode rigoureuse, il devient légitime de procéder à l'expérience biologique, à l'aide de populations de *Drosophiles* par exemple.

Expériences biologiques - Expériences analogiques.



Si les nouveaux résultats trouvés coïncident aussi avec précision avec les calculs, alors hypothèses, théorie et solutions énoncées sont exactes. Sinon, ce sont les hypothèses biologiques qui ne sont pas observées; il faut alors tenter d'introduire la sélection, cause première de variations.

Les deux dernières parties de ce travail traitant chacune une question distincte comporteront après l'étude théorique une expérience analogique de contrôle. Dans le premier cas, nous nous contenterons de ce contrôle, dans le second, nous y adjoindrons une expérience réelle sur Drosophiles, qui pourra ultérieurement servir de modèle à des opérations du même type sur les animaux domestiques ou sauvages.

DEUXIEME PARTIE

EXPERIENCE DE CONTROLE : EVOLUTION D'UNE PETITE POPULATION HOMOGAME

Le dessein de cette deuxième partie est avant tout de tester la validité de la théorie exposée ci-dessus.

Il convient d'abord de confirmer sa logique interne, en vérifiant que les résultats d'une "expérience parfaite" coïncident effectivement avec ceux que le calcul laissait prévoir. Cette expérience sera une expérience analogique non mécaniste donc vérifiable, répétée un grand nombre de fois. La moyenne des mesures doit se rapprocher des résultats probables lorsqu'on augmente le nombre d'expériences indépendantes.

La simple comparaison des mesures et des calculs permet en outre de donner une idée de la précision de ces derniers.

Cette expérience étant étrangère à tout problème zootechnique concret, ses conditions sont arbitraires. Elles ont donc été choisies de façon à alléger au maximum l'expérience; en particulier, la dimension des générations zygotiques utiles sera réduite à l'extrême : un mâle et une femelle reproducteurs à chaque génération.

Enfin, le taux d'homogamie sera choisi de façon à raccourcir le plus possible les expériences, en fixant rapidement les populations, tout en fournissant cependant des courbes assez longues pour être démonstratives.

I. CONDITIONS EXPERIMENTALES - ECRITURE DES EQUATIONS.

Considérons une population P initiale infinie panmictique, et dans cette population une seule classe d'homologie (1 seul locus) comportant deux classes d'isoaction (A) et (Z) (biallélisme).

Tirons N_1 mâles au hasard dans P et choisissons leur une femelle à chacun; avec la probabilité λ on choisira la femelle de même génotype que le mâle, et avec la probabilité $(1 - \lambda)$ on choisira au hasard la femelle dans la population de femelles ($0 \leq \lambda \leq 1$). Nous avons formé N_1 couples.

Ces N_1 mâles et N_1 femelles forment la génération zygotique utile $G'(0)$. Ils vont engendrer la première génération zygotique $G(1)$, que nous considérons comme très nombreuse.

De cette génération zygotique $G(1)$ nous allons tirer la génération zygotique utile $G'(1)$ selon le même procédé que celui appliqué pour tirer $G'(0)$ de P , et ainsi de suite.

Considérons alors la génération $G(n)$ ayant la structure :

$$\left\{ P(n), 2Q(n), R(n) \right\}$$

Tirons en la génération zygotique utile à N_1 couples. Ces N_1 couples vont engendrer la génération zygotique $G(n+1)$.

Tirons au hasard un zygote de $G(n+1)$.

Supposons qu'il provienne d'un couple homogame (probabilité λ). Ses parents avaient tous deux soit le génotype (AA) (probabilité $P(n)$, dans ce cas les deux gènes du zygote considéré seront isocontraints, soit le génotype (AZ) (probabilité $2Q(n)$) dans ce cas les deux gènes de ce zygote auront une chance sur deux d'être isocontraints, et une chance sur deux d'être hétérocontraints, soit enfin le génotype (ZZ) (probabilité $R(n)$), dans ce cas les deux gènes de ce zygote seront isocontraints. Dans aucun de ces cas ils ne seront non-contraints.

Supposons maintenant qu'il ne provienne pas d'un couple homogame, dans ce cas les deux gènes de ce zygote seront dans la situation de contrainte de leurs gènes paternel et maternel. Or, le père et la mère sont deux zygotes quelconques de la génération $G(n)$, donc :

$$F_1(n+1) = \lambda \left(P(n) + \frac{2Q(n)}{2} + R(n) \right) + (1 - \lambda) \phi_1(n)$$

$$F_2(n+1) = \lambda \frac{2Q(n)}{2} + (1 - \lambda) \phi_2(n)$$

$$F_3(n+1) = (1 - \lambda) \phi_3(n)$$

nous vérifions que $F_1(n+1) + F_2(n+1) + F_3(n+1) = 1$.

Tirons au hasard maintenant deux zygotes de $G(n+1)$.

Ces deux zygotes peuvent être pleins frères parce qu'issus du même couple (probabilité $\frac{1}{N_1}$). Considérons l'un des gènes du premier zygote et l'un des gènes du second.

Ils peuvent être tous deux issus du père (probabilité $\frac{1}{4}$) ou tous deux de la mère (probabilité $\frac{1}{4}$), ils ont donc une chance sur deux d'être issus du même parent.

Dans ce cas ils ont encore une chance sur deux d'être issus tous deux du même gène parental, ils sont alors identiques donc isocontraints.

Ils ont une chance sur deux de n'être pas issus du même gène parental, alors ils seront dans la situation de contrainte des deux gènes de leur parent commun, donc isocontraints, hétérocontraints ou non-contraints avec les probabilités respectives $F_1(n)$, $F_2(n)$ et $F_3(n)$; ils ont aussi une chance sur deux d'être issus chacun d'un parent distinct de ce couple, c'est-à-dire que l'un des gènes est paternel, l'autre maternel.

Dans ce cas ils auront la même probabilité d'être dans une situation de contrainte donnée que les deux gènes d'un descendant de ce couple, qui reçoit de la même façon un gène paternel et un gène maternel dont nous retrouvons les probabilités $F_1(n+1)$, $F_2(n+1)$, $F_3(n+1)$.

Ces deux zygotes peuvent aussi être issus de deux couples distincts (probabilité: $1 - \frac{1}{N_1}$). Considérons toujours l'un des gènes du premier et un des gènes du second.

Ils proviennent de deux gènes tirés indépendamment de deux zygotes quelconques de la génération $G(n)$; la probabilité qu'ils soient dans une situation de contrainte donnée est celle que deux gènes quelconques tirés de deux zygotes quelconques de la génération $G(n)$ soient dans cette même situation de contrainte, donc :

$$\phi_1(n+1) = \frac{1}{N_1} \times \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} + \frac{F_1(n)}{2} \right) + \frac{1}{N_1} \times \frac{1}{2} \left(\lambda [P(n) + Q(n) + R(n)] + (1-\lambda) \phi_1(n) \right)$$

$$+ \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) \phi_1(n)$$

$$\phi_2(n+1) = \frac{1}{N_1} \times \frac{1}{2} \times \frac{F_2(n)}{2} + \frac{1}{N_1} \times \frac{1}{2} \left(\lambda Q(n) + (1-\lambda) \phi_2(n) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) \phi_2(n) \right)$$

$$\phi_3(n+1) = \frac{1}{N_1} \times \frac{1}{2} \times \frac{F_3(n)}{2} + \frac{1}{N_1} \times \frac{1}{2} (1-\lambda) \phi_3(n) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) \phi_3(n)$$

or :

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right) = \frac{1}{4} \times \frac{2}{N_1} = \frac{1}{2N_1} \quad ; \quad N = 2N_1$$

Nous avons donc en contractant :

$$\text{I. } F_1(n+1) = \lambda (P(n) + Q(n) + R(n)) + (1 - \lambda) \phi_1(n)$$

$$\text{II. } F_2(n+1) = \lambda Q(n) + (1 - \lambda) \phi_2(n)$$

$$\text{III. } F_3(n+1) = (1 - \lambda) \phi_3(n)$$

$$\text{Ib. } \phi_1(n+1) = \frac{1}{N} \frac{1 + F_1(n)}{2} + \left(1 - \frac{1 + \lambda}{N}\right) \phi_1(n) + \frac{\lambda}{N} (P(n) + Q(n) + R(n))$$

$$\text{IIb. } \phi_2(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1 + \lambda}{N}\right) \phi_2(n) + \frac{\lambda Q(n)}{N}$$

$$\text{IIIb. } \phi_3(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1 + \lambda}{N}\right) \phi_3(n)$$

$$\pi(n) = \frac{\pi}{1 - F_2(n)} \quad p^0(n) = \frac{1}{2} + \pi(n)$$

$$P(n) = F_1(n) p^0(n) + F_3(n) p^{0^2}(n)$$

$$2Q(n) = F_2(n) + 2F_3(n) p^0(n) q^0(n)$$

$$R(n) = F_1(n) q^0(n) + F_3(n) q^{0^2}(n)$$

Il est évident qu'en posant $\lambda = 0$, on retrouve les équations de la panmixie.

Cependant ces équations ne recouvrent pas exactement le même phénomène, en effet dans la panmixie "normale", les N_1 mâles et N_2 femelles de la génération zygotique utile étaient pris au hasard à priori dans la génération zygotique, et la panmixie existait entre ces N_1 mâles et N_2 femelles, c'est-à-dire que l'on pouvait former jusqu'à $N_1 N_2$ couples distincts.

Ici, au contraire, une femelle (par exemple) est choisie comme conjointe d'un mâle donné, donc nécessairement $N_2 = N_1$, il y a N_1 couples seulement, et en dehors de ces couples aucun accouplement ne se produit.

Solutions de ce système

Le système (III, IIIb.) est indépendant et se traite de la même façon que son homologue des populations panmictiques.

$$\begin{vmatrix} F_3(n+1) \\ \phi_3(n+1) \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & 1-\lambda \\ \frac{1}{2N} & 1 - \frac{1+\lambda}{N} \end{vmatrix} \times \begin{vmatrix} F_3(n) \\ \phi_3(n) \end{vmatrix}$$

Les valeurs propres s_1 et s_2 sont données par :

$$\begin{vmatrix} -s & 1-\lambda \\ \frac{1}{2N} & 1 - \frac{1+\lambda}{N} - s \end{vmatrix} = 0$$

$$\text{soit : } s^2 - \left(1 - \frac{1+\lambda}{N}\right) s - \frac{1-\lambda}{2N} = 0$$

$$\Delta = \left(1 - \frac{1+\lambda}{N}\right)^2 + \frac{2(1-\lambda)}{N} = 1 - \frac{2(1+\lambda)}{N} + \frac{(1+\lambda)^2}{N^2} + \frac{2(1-\lambda)}{N} = 1 - \frac{4\lambda}{N} + \frac{(1+\lambda)^2}{N^2}$$

$\Delta > 0$ quelles que soient λ et N

$$\text{donc : } \begin{cases} s_3 = \frac{1}{2} \left[1 - \frac{1+\lambda}{N} + \sqrt{\Delta} \right] \\ s'_3 = \frac{1}{2} \left[1 - \frac{1+\lambda}{N} - \sqrt{\Delta} \right] \end{cases}$$

donc on peut écrire :

$$F_3(n) = A_3 s_3^n + B_3 s'_3^n$$

$$\phi_3(n) = C_3 s_3^n + D_3 s'_3^n$$

A_3 , B_3 , C_3 , D_3 sont donnés par les conditions à l'origine

$$A_3 + B_3 = F_3(0) \qquad A_3 s_3 + B_3 s'_3 = F_3(1)$$

$$C_3 + D_3 = \phi_3(0) \qquad C_3 s_3 + D_3 s'_3 = \phi_3(1)$$

le système (III; IIIb.) est donc entièrement résolu.

La solution des systèmes (I, Ib.) et (II, IIb.) n'est pas du tout aussi simple, car le système n'est pas linéaire.

$$\text{En effet : } P(n) + Q(n) + R(n) = F_1(n) + \frac{F_2(n)}{2} + (1 - p'(n) q'(n)) F_3(n)$$

$$Q(n) = \frac{F_2(n)}{2} + p'(n) q'(n) F_3(n)$$

$$\text{avec } \left. \begin{aligned} p'(n) &= \frac{1}{2} + \pi(n) \\ p &= \frac{1}{2} + \pi \end{aligned} \right\} \quad \text{et } \pi(n) = \frac{1}{1 - F_2(n)}$$

$$q'(n) = 1 - p(n)$$

On peut cependant calculer $F_2(n)$, $\phi_2(n)$ par itération, et $F_1(n)$, $\phi_1(n)$ sous les formes $F_1(n) = 1 - F_2(n) - F_3(n)$, $\phi_1(n) = 1 - \phi_1(n) - \phi_2(n)$.

Des solutions plus générales seront données en annexe I.

Il est cependant possible de résoudre aisément ce système dans le cas où $p = q = \frac{1}{2}$; alors $\pi = \pi(n) = 0$ quel que soit n , donc $p'(n) = q'(n) = \frac{1}{2}$. En effet, dans ce cas :

$$\begin{cases} P(n) + Q(n) + R(n) = F_1(n) + \frac{1}{2} F_2(n) + \frac{3}{4} F_3(n) \\ Q(n) = \frac{1}{2} F_2(n) + \frac{1}{4} F_3(n) \end{cases}$$

le système est linéaire et se résout de la façon suivante :

$$\begin{cases} \text{II. } F_2(n+1) = \frac{\lambda}{2} (F_2(n) + \frac{F_3(n)}{2}) + (1 - \lambda) \phi_2(n) \\ \text{IIb. } \phi_2(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_2(n)}{2} + (1 - \frac{1+\lambda}{N}) \phi_2(n) + \frac{\lambda}{2N} (F_2(n) + \frac{F_3(n)}{2}) \\ \text{III. } F_3(n+1) = (1 - \lambda) \phi_3(n) \\ \text{IIIb. } \phi_3(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_3(n)}{2} + (1 - \frac{1+\lambda}{N}) \phi_3(n) \end{cases}$$

Le système (III, IIIb.) demeure inchangé.

Le système (II, IIb.) s'écrit sous forme vectorielle :

$$\begin{pmatrix} F_2(n+1) \\ \phi_2(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\lambda}{2} & 1 - \lambda \\ \frac{1+\lambda}{2N} & 1 - \frac{1+\lambda}{N} \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} F_2(n) \\ \phi_2(n) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{\lambda F_3(n)}{4} \\ \frac{1}{N} \end{pmatrix}$$

On peut résoudre selon la méthode classique, qui consiste à chercher une solution particulière du système (II, II b.) et la solution générale du système sans second membre associé, et les ajouter.

Soit $F_2'(n)$; $\phi_2'(n)$ la solution particulière,

$F_2''(n)$; $\phi_2''(n)$ la solution générale du système sans second membre associé :

$$\begin{vmatrix} F_2''(n+1) \\ \phi_2''(n+1) \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \frac{\lambda}{2} & 1 - \lambda \\ \frac{1 + \lambda}{2N} & 1 - \frac{1 + \lambda}{N} \end{vmatrix} \times \begin{vmatrix} F_2''(n) \\ \phi_2''(n) \end{vmatrix}$$

Cependant, une considération simple permet de beaucoup alléger ce travail.

En effet, le système (II, IIb.) ne diffère du système (III, IIIb.) que par la présence (en deux endroits) du terme $(F_2(n) + \frac{F_3(n)}{2})$.

Considérons alors le couple de deux fonctions $\left\{ f(n), \varphi(n) \right\}$ tel que $f(n) = -\frac{1}{2} F_3(n)$ et $\varphi(n) = -\frac{1}{2} \phi_3(n)$, soit :

$$f(n) + \frac{F_3(n)}{2} = 0 \quad \text{et} \quad \varphi(n) + \frac{1}{2} \phi_3(n) = 0$$

ce couple $\left\{ f(n), \varphi(n) \right\}$ étant proportionnel à $\left\{ F_3(n), \phi_3(n) \right\}$ est solution du système (III, IIIb.).

Comme par hypothèse $f(n) + \frac{F_3(n)}{2} = 0$, $f(n)$ est une solution particulière du système (II, IIb.) puisque ce système s'écrit alors comme le système (III, IIIb.).

Conséquence, $\left\{ f(n), \varphi(n) \right\}$ est un couple de fonctions particulières, solution du système (II, IIb.). Nous prenons donc :

$$F_2'(n) = f(n) = -\frac{1}{2} F_3(n)$$

$$\phi_2'(n) = \varphi(n) = -\frac{1}{2} \phi_3(n)$$

Soit alors $\{ F_2''(n), \phi_2''(n) \}$ le couple solution générale du système (II, IIb.) sans second membre associé. Nous avons :

$$\begin{cases} F_2(n) = F_2'(n) + F_2''(n) \\ \phi_2(n) = \phi_2'(n) + \phi_2''(n) \end{cases}$$

$$\text{Or : } \begin{cases} P(n) = F_1(n) + \frac{F_3(n)}{4} \\ 2Q(n) = F_2(n) + \frac{F_3(n)}{2} \\ R(n) = F_1(n) + \frac{F_3(n)}{4} \end{cases}$$

$$\text{soit : } P(n) = R(n) = \frac{1}{2} - Q(n)$$

$$\text{or : } 2Q(n) = F_2(n) + \frac{F_3(n)}{2} = F_2''(n) + F_2'(n) + \frac{F_3(n)}{2}$$

comme par hypothèse $F_2'(n) + \frac{F_3(n)}{2} = 0$, nous avons directement :

$$\begin{cases} 2Q(n) = F_2''(n) \\ P(n) = R(n) = \frac{1 - F_2''(n)}{2} \end{cases}$$

il est donc inutile de calculer $F_3(n)$, $\phi_3(n)$ dans ce cas : il suffit de résoudre directement le système (II, IIb.) sans second membre associé noté (II', II'b.)

$$\begin{array}{l} \text{II}' \quad \left\| \begin{matrix} F_2''(n+1) \\ \phi_2''(n+1) \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{\lambda}{2} & 1 - \lambda \\ \frac{1+\lambda}{2N} & 1 - \frac{1+\lambda}{N} \end{matrix} \right\| \times \left\| \begin{matrix} F_2''(n) \\ \phi_2''(n) \end{matrix} \right\| \\ \text{II'b} \quad \left\| \begin{matrix} F_2''(n+1) \\ \phi_2''(n+1) \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{\lambda}{2} - s & 1 - \lambda \\ \frac{1+\lambda}{2N} & 1 - \frac{1+\lambda}{N} - s \end{matrix} \right\| \left\| \begin{matrix} F_2''(n) \\ \phi_2''(n) \end{matrix} \right\| = 0 \end{array}$$

Les valeurs propres sont solution de:

$$\text{soit } \left(\frac{\lambda}{2} - s\right) \left(1 - \frac{1+\lambda}{N} - s\right) - \frac{1-\lambda^2}{2N} = 0$$

$$s^2 - \left(\frac{\lambda}{2} + 1 - \frac{1+\lambda}{N}\right) s + \frac{\lambda}{2} \left(1 - \frac{1+\lambda}{N}\right) - \frac{1-\lambda^2}{2N} = 0$$

$$2N s^2 - (\lambda(N-2) + 2(N-1))s + \lambda(N-1) - 1 = 0$$

$$\Delta = (\lambda(N-2) + 2(N-1))^2 - 8N(\lambda(N-1) - 1)$$

$$= \lambda^2(N-2)^2 + 4\lambda(N-1)(N-2) + 4(N-1)^2 - 8N(N-1)\lambda + 8N$$

$$= \lambda^2(N-2)^2 + 4\lambda \left[(N-1)(N-2) - 2N(N-1) \right] + 4 \left[(N-1)^2 + 2N \right]$$

$$= \lambda^2(N-2)^2 - 4\lambda(N-1)(N+2) + 4(N^2 + 1)$$

sachant que $N = 2N_1$ on peut l'écrire :

$$\frac{1}{4} \Delta = \lambda^2(N_1 - 1)^2 - 2\lambda(2N_1 - 1)(N_1 + 1) + (4N_1^2 + 1) = \delta$$

Signe de ce discriminant :

$$\text{pour } \lambda = 0 : \quad \delta = 4N_1^2 + 1 \geq 5$$

$$\begin{aligned} \text{pour } \lambda = 1 : \quad \delta &= (N_1 - 1)^2 - 2(2N_1 - 1)(N_1 + 1) + 4N_1^2 + 1 \\ &= N_1^2 - 4N_1 + 4 = (N_1 - 2)^2 \geq 0 \end{aligned}$$

enfin : $\delta' = 2\lambda(N_1 - 1)^2 - 2(2N_1 - 1)(N_1 + 1)$ ne peut s'annuler que pour :

$$\lambda = \frac{(2N_1 - 1)(N_1 + 1)}{(N_1 - 1)^2}$$

$$\text{or :} \quad 2N_1 - 1 > N_1 - 1 \quad \text{et} \quad N_1 + 1 > N_1 - 1$$

donc δ' ne peut s'annuler pour aucune valeur de λ comprise entre 0 et 1, par conséquent δ est monotone sur l'intervalle $[0,1]$ puisque $\delta \geq 0$ pour les valeurs extrêmes de λ , $\delta \geq 0$ pour toute valeur de λ comprise entre 0 et 1,

donc l'équation admet deux racines :

$$s_1 = \frac{\lambda (N-2) + 2 (N-1) + \sqrt{\Delta}}{4N} \quad ; \quad s_2 = \frac{\lambda (N-2) + 2 (N-1) - \sqrt{\Delta}}{4N}$$

et $F_2''(n)$ est de la forme :

$$F_2''(n) = A s_1^n + B s_2^n, \quad A \text{ et } B \text{ étant définis par les conditions à l'origine.}$$

$$A + B = F_2''(0) = 2Q(0)$$

$$A s_1 + B s_2 = F_2''(1) = 2Q(1)$$

$$F_2''(1) = \frac{\lambda}{2} F_2''(0) + (1-\lambda) \phi_2''(0) = \frac{\lambda}{2} F_2''(0) + (1-\lambda) (\phi_2(0) + \frac{1}{2} \phi_3(0)), \text{ soit :}$$

$$F_2''(1) = \lambda Q(0) + (1-\lambda) (\phi_2(0) + \frac{1}{2} \phi_3(0)) = 2Q(1)$$

$$A = 2 \frac{Q(1) - s_2 Q(0)}{s_1 - s_2} \quad ; \quad B = -2 \frac{Q(1) - s_1 Q(0)}{s_1 - s_2}$$

$$s_1 - s_2 = \frac{\sqrt{\Delta}}{2N}$$

Exemples : Considérons une population initiale infinie panmictique.

$$\text{Puisque } p = q = \frac{1}{2}, \quad P(0) = Q(0) = R(0) = 0,25.$$

Tirons en 1 mâle et 1 femelle qui seront les deux premiers géniteurs d'une lignée frère soeur où $N_1 = N_2 = 1$ à chaque génération, donc où $N = 2$.

$$\Delta = 4 - 16 (\lambda - 1) = 20 - 16 \lambda = 4 (5 - 4 \lambda)$$

$$s_1 = \frac{2 + 2 \sqrt{5 - 4\lambda}}{8} = \frac{1 + \sqrt{5 - 4\lambda}}{4} ; \quad s_2 = \frac{1 - \sqrt{5 - 4\lambda}}{4}$$

$$F_1(0) = F_2(0) = 0 \quad F_3(0) = 1$$

$$\phi_1(0) = \phi_2(0) = 0 \quad \phi_3(0) = 1$$

$$2Q(0) = 0,5 ; \quad 2Q(1) = \frac{\lambda}{4} + \frac{1-\lambda}{2} = \frac{1}{2} - \frac{\lambda}{4} = \frac{2-\lambda}{4}$$

$$A + B = 0,5$$

$$A s_1 + B s_2 = 0,5 - 0,25 \lambda$$

$$A = \frac{0,5 - 0,25 \lambda - 0,5 (0,25 - 0,25 \sqrt{5 - 4\lambda})}{\frac{\sqrt{5 - 4\lambda}}{2}}$$

$$A = \frac{0,75 - 0,5 \lambda + 0,25 \sqrt{5 - 4\lambda}}{\sqrt{5 - 4\lambda}}$$

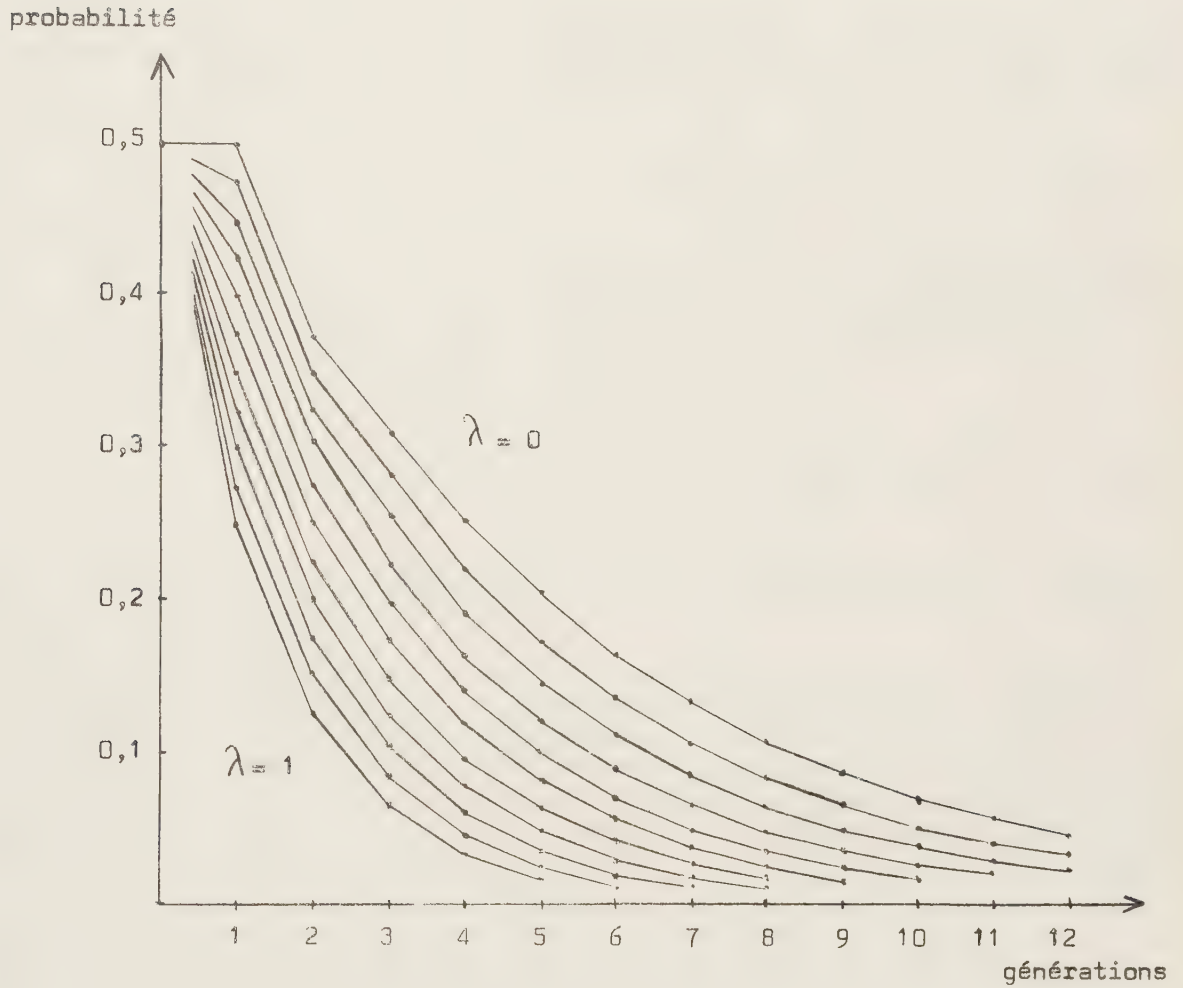
$$B = - \frac{0,75 - 0,5 \lambda - 0,25 \sqrt{5 - 4\lambda}}{\sqrt{5 - 4\lambda}}$$

Calculons l'évolution de telles populations pour λ variant par dixièmes de 0 à 1 (Calcul sur Olivetti P101).

λ	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5
0,5 A	0,2927	0,2882	0,2836	0,2789	0,2741	0,2693
0,5 B	- 0,0427	- 0,0382	- 0,0336	- 0,0289	- 0,0241	- 0,0145
s_1	0,8090	0,7862	0,7623	0,7373	0,7110	0,6830
s_2	- 0,3090	- 0,2862	- 0,2623	- 0,2373	- 0,2110	- 0,1830
2Q(n) : génération 0	50,0	50,0	50,0	50,0	50,0	50,0
1	50,0	47,5	45,0	42,5	40,0	37,5
2	37,5	35,0	32,5	30,0	27,5	25,0
3	31,2	28,2	25,2	22,4	19,7	17,2
4	25,0	22,0	19,1	16,5	14,0	11,7
5	20,3	17,3	14,6	12,2	10,0	8,0
6	16,4	13,6	11,1	9,0	7,1	5,5
7	13,3	10,7	8,5	6,6	5,0	3,7
8	10,7	8,4	6,5	4,9	3,6	2,6
9	8,7	6,6	4,9	3,6	2,5	1,7
10	7,0	5,2	3,8	2,6	1,8	
11	5,7	4,1	2,9	2,0		
12	4,6	3,2	2,2			

λ	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
0,5 A	0,2645	0,2598	0,2554	0,2518	0,2500
0,5 B	- 0,0145	- 0,0098	- 0,0054	- 0,0018	0,0000
s_1	0,6531	0,6208	0,5854	0,5458	0,5000
s_2	- 0,1531	- 0,1208	- 0,0854	- 0,0458	0,0000
2Q(n) : génération 0	50,0	50,0	50,0	50,0	50,0
1	35,0	32,5	30,0	27,5	25,0
2	22,5	20,0	17,5	15,0	12,5
3	14,7	12,4	10,2	8,2	6,3
4	9,6	7,7	6,0	4,5	3,1
5	6,3	4,8	3,5	2,4	1,6
6	4,1	3,0	2,1	1,3	
7	2,7	1,8	1,2		
8	1,8				
9					
10					
11					
12					

Evolution moyenne probable de populations comportant
1 mâle et 1 femelle reproducteurs à chaque génération
et pratiquant l'homogamie génotypique au taux λ ,
 λ variant de 0 à 1 par dixièmes.



II. EXPERIENCES ANALOGIQUES DE CONTROLE.

Le but de cette seconde partie est de tester par une série d'expériences analogiques la précision des résultats calculés et la cohérence de la théorie développée ci-dessus.

Ces expériences analogiques consistent à mesurer l'évolution moyenne de 100, puis de 400 populations pratiquant dans 70 % des cas une homogamie génotypique, et dans 30 % la panmixie, et à comparer ces moyennes aux valeurs probables calculées.

Les générations zygotiques utiles ne comporteront que deux reproducteurs, un mâle et une femelle.

Afin d'avoir la certitude que les hypothèses de bases sont effectivement observées, les zygotes sont remplacés par des "zygotes analogiques" notés :

$$\begin{cases} A & \text{quand leur génotype sera } [AA] \\ H & \text{quand leur génotype sera } [AZ] \\ Z & \text{quand leur génotype sera } [ZZ] \end{cases}$$

Puisque les lois de MENDEL sont exactement observées, un zygote analogique donne à la probabilité :

1,00 d'être A,	0,00 d'être H,	0,00 d'être Z	s'il provient d'un couple	A x A
0,50 d'être A,	0,50 d'être H,	0,00 d'être Z	s'il provient d'un couple	A x H
0,00 d'être A,	1,00 d'être H,	0,00 d'être Z	s'il provient d'un couple	A x Z
0,25 d'être A,	0,50 d'être H,	0,25 d'être Z	s'il provient d'un couple	H x H
0,00 d'être A,	0,50 d'être H,	0,50 d'être Z	s'il provient d'un couple	H x Z
0,00 d'être A,	0,00 d'être H,	1,00 d'être Z	s'il provient d'un couple	Z x Z

(Il n'y a pas lieu de distinguer ici le rôle génétique du mâle et de la femelle).

Procédé de simulation analogique. Cas des 100 populations :

Considérons les 100 lignes des tables V et VI de nombres au hasard de FISHER.

Affectons une ligne à chaque population, la n^{e} ligne affectée à la n^{e} population.

La population initiale est infinie panmictique; la fréquence du gène A est $p = \frac{1}{2}$, celle du gène Z est $q = \frac{1}{2}$. D'après la loi de Hardy-Weinberg, la structure de cette population est :

$$P = 0,25$$

$$2Q = 0,50$$

$$R = 0,25$$

Constituons la première génération zygotique utile d'une population donnée en lisant le nombre formé par les deux premiers chiffres de la ligne.

Si ce nombre est compris entre 01 et 25 le 1er conjoint sera de type A
Si ce nombre est compris entre 26 et 75 le 1er conjoint sera de type H
Si ce nombre est compris entre 76 et 100 le 1er conjoint sera de type Z
(le nombre 00 est assimilé à 100).

Soient alors les 2 chiffres suivants de la même ligne (le 3è et le 4è) qui forment un nombre.

Si ce nombre est compris entre 01 et 70 le couple est homogame (70 %)
Si ce nombre est compris entre 71 et 100 le couple est panmictique.

Si le couple est homogame, le 2ème conjoint a le même génotype que le premier, il n'y a donc pas lieu de se servir de la table pour définir son type.

Si le couple est panmictique, il faut choisir le génotype du 2ème conjoint. On utilise alors le nombre formé par le 5è et le 6è chiffre de la ligne; comme plus haut, pour le choix du 1er conjoint:

Si ce nombre est compris entre 01 et 25 le 2ème conjoint est de type A
Si ce nombre est compris entre 26 et 75 le 2ème conjoint est de type H
Si ce nombre est compris entre 76 et 100 le 2ème conjoint est de type Z

Il faut donc 6 chiffres pour constituer un couple panmictique, 4 pour constituer un couple homogame.

1er exemple : population 1 : 1ère ligne de la table V.

1er nombre : 28 . Le premier conjoint est de type H	}	couple H x H
2è nombre : 89 . Le couple est panmictique		
3è nombre : 65 . Le second conjoint est de type H		

2ème exemple : population 2 : 2ème ligne de la table V.

1er nombre : 30 . Le premier conjoint est de type H	}	couple H x H
2è nombre : 29 . Le couple est homogame :		
le 2ème conjoint est de type H		

La génération zygotique utile d'une population donnée engendre ses descendants qui forment la première génération zygotique G(1) de cette population.

On en tire alors la génération zygotique utile G'(1) selon le procédé indiqué plus haut, avec les conditions suivantes :

CAS 1 .

Si le 1er couple géniteur était $A \times A$, la population est fixée, la structure de cette population devient définitivement $P = 1,00$, $2Q = 0$, $R = 0$, à chaque génération.

CAS 2 .

Si le 1er couple géniteur était $A \times H$,

et si sort un nombre compris entre 1 et 50, le descendant choisi est de type A
si sort un nombre compris entre 51 et 100, le descendant choisi est de type H.

CAS 3 .

Si le 1er couple géniteur était $A \times Z$, tous les descendants sont H.

CAS 4 .

Si le 1er couple géniteur était $H \times H$,

si sort un nombre compris entre 1 et 25, le descendant choisi est de type A
si sort un nombre compris entre 26 et 75, le descendant choisi est de type H
si sort un nombre compris entre 76 et 100, le descendant choisi est de type Z

CAS 5 .

Si le 1er couple géniteur était $H \times Z$,

si sort un nombre compris entre 1 et 50, le descendant choisi est de type H
si sort un nombre compris entre 51 et 100, le descendant choisi est de type Z

CAS 6 .

Si le 1er couple géniteur était $Z \times Z$, la population est fixée, la structure de cette population devient définitivement $P = 0$, $2Q = 0$, $R = 1,00$, à chaque génération.

1er exemple - population 1 (1ère ligne de la table V).

Le couple géniteur de la génération zygotique utile zéro était $H \times H$ (CAS 4).

La structure probable de sa descendance est $P = 0,25$, $2Q = 0,50$,
 $R = 0,25$.

Le choix du couple géniteur formant la génération zygotique utile un est le suivant :

1er nombre (5è et 6è chiffres de la 1è ligne) : 87 , le premier est de type Z .

2è nombre (7è et 8è chiffres de la 1è ligne) : 08 , accouplement homogame : le deuxième conjoint est de même type que le premier, donc le couple est de type $Z \times Z$: CAS 6. La population est fixée, la structure de cette population va rester : $P = 0$, $2Q = 0$, $R = 1,00$ à chaque génération.

2ème exemple - population 5 (5è ligne de la table V).

Le couple géniteur de la génération zygotique utile zéro était $A \times H$ (CAS 2).

La structure probable de sa descendance est $P = 0,50$, $2Q = 0,50$, $R = 0$.

Le choix du couple géniteur de la génération zygotique utile un est le suivant :

1er nombre (7è et 8è chiffres de la 5è ligne) : 96 le premier zygote est de type H

2è nombre (9è et 10è chiffres de la 5è ligne) : 86 accouplement panmictique.

3è nombre (11è et 12è chiffres de la 5è ligne) : 19 le deuxième zygote est de type A.

Le couple est de type $H \times A$ (ou $A \times H$) : CAS 2. La structure probable de sa descendance est $P = 0,50$, $2Q = 0,50$, $R = 0$.

Pour choisir le couple géniteur formant la génération zygotique utile deux il suffit de répéter l'opération avec les chiffres suivants de la cinquième ligne, etc...

Ce procédé est donc un moyen sûr et simple de simuler l'évolution de populations comportant à chaque génération un mâle et une femelle reproducteurs, issues d'une seule population infinie panmictique, et pratiquant toutes l'homogamie génotypique partielle avec la probabilité 0,7.

Pour chaque génération, les moyennes des structures de chacune de ces 100 populations ont été superposées aux graphiques où était représentée l'évolution moyenne probable de telles populations (Fig. 1, 2, 3, pages 42, 43 et 44).

L'écart absolu entre les courbes ne dépasse jamais 0,05 pour les six premières générations.

Il est inutile d'aller au-delà de la sixième génération car la fréquence des populations non fixées devient inférieure à 3 %.

Une certaine variabilité demeure cependant qui pourrait laisser un doute. La même expérience a été reprise sur 400 populations pour le lever.

Evolution moyenne de 100 populations analogiques comportant
1 mâle et 1 femelle à chaque génération, et pratiquant l'ho-
mogamie génotypique au taux $\lambda = 0,7$.

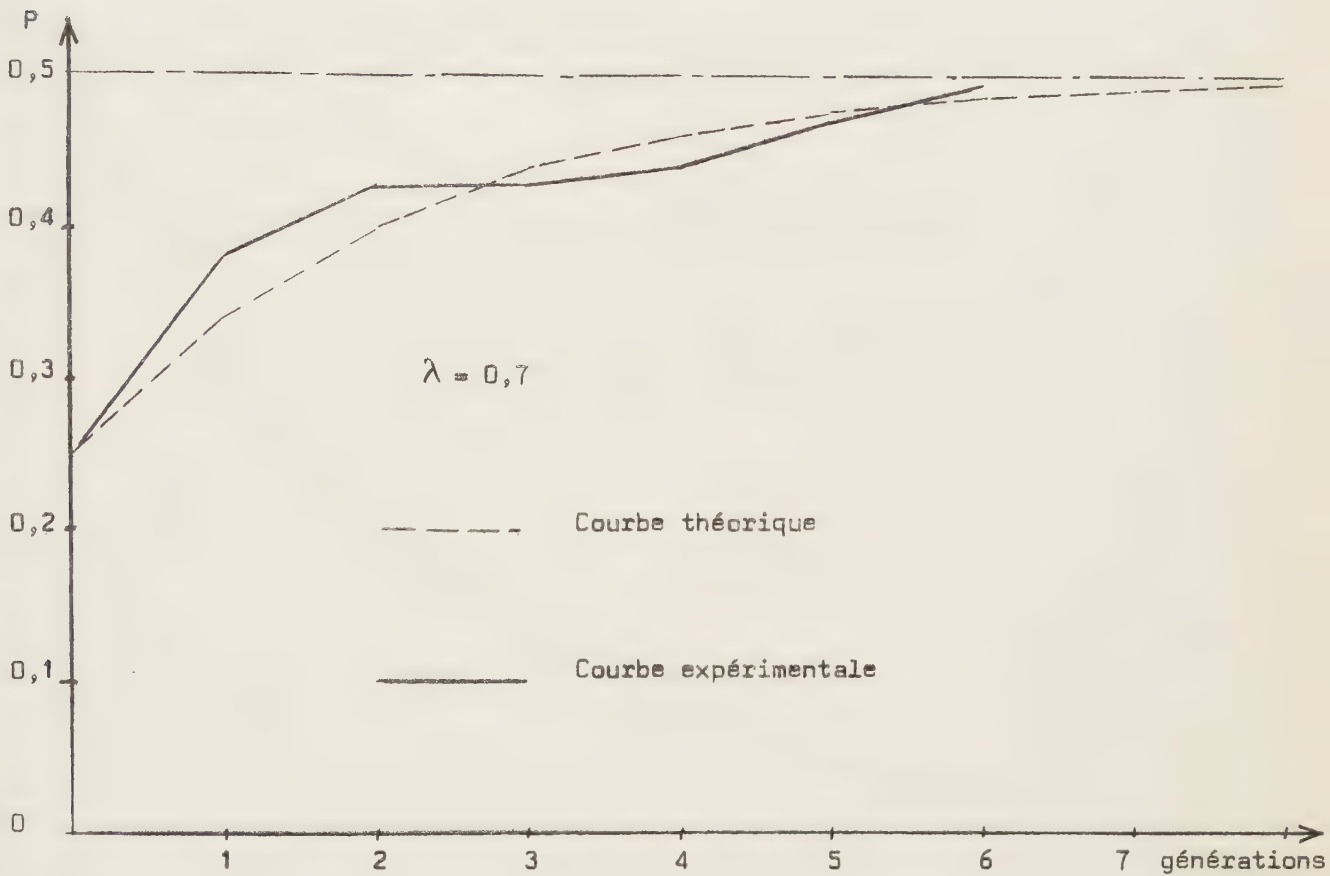


Figure 1

Génération	1	2	3	4	5	6
Valeurs théoriques	33,75	40,00	43,80	46,15	47,60	48,50
Valeurs expérimentales	38,25	42,75	43,00	44,00	47,00	49,25

Evolution moyenne de 100 populations analogiques comportant 1 mâle et 1 femelle à chaque génération, et pratiquant l'homogamie génotypique au taux $\lambda = 0,7$.

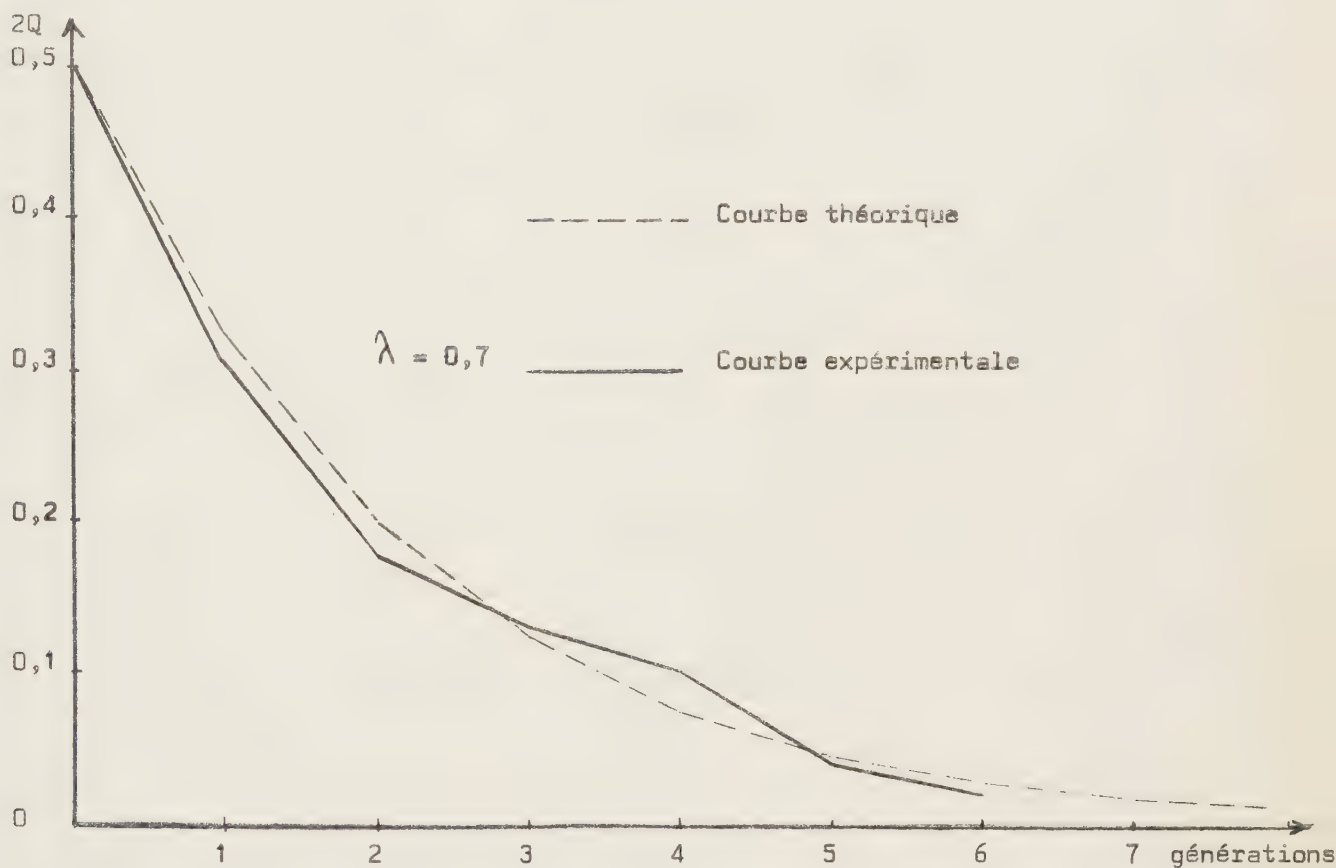


Figure 2

Génération	1	2	3	4	5	6
Valeurs théoriques	32,50	20,00	12,40	7,70	4,80	3,00
Valeurs expérimentales	30,50	17,50	13,00	10,00	4,00	2,00

Evolution moyenne de 100 populations analogiques comportant 1 mâle et 1 femelle à chaque génération, et pratiquant l'homogamie génotypique au taux $\lambda = 0,7$.

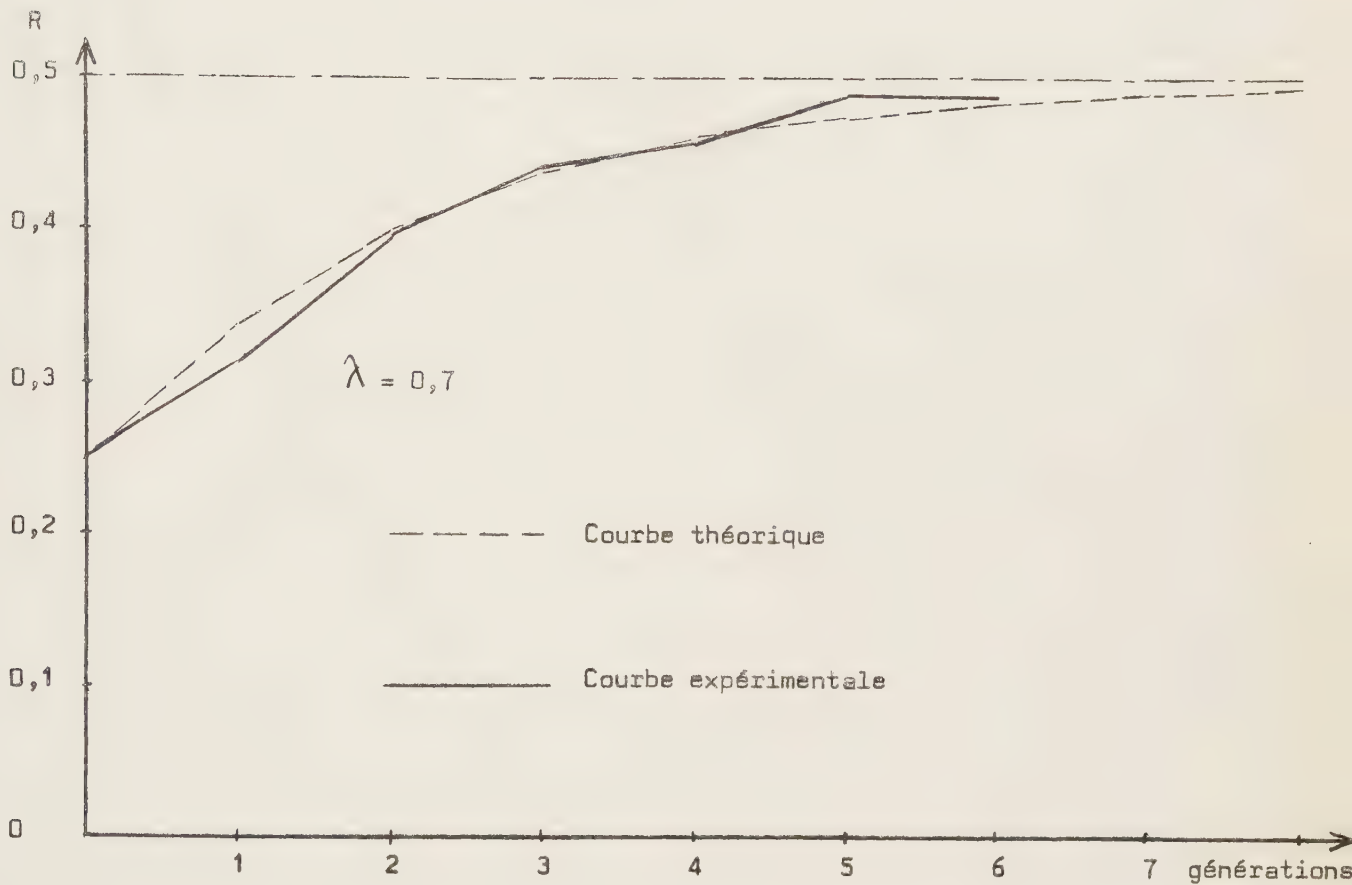
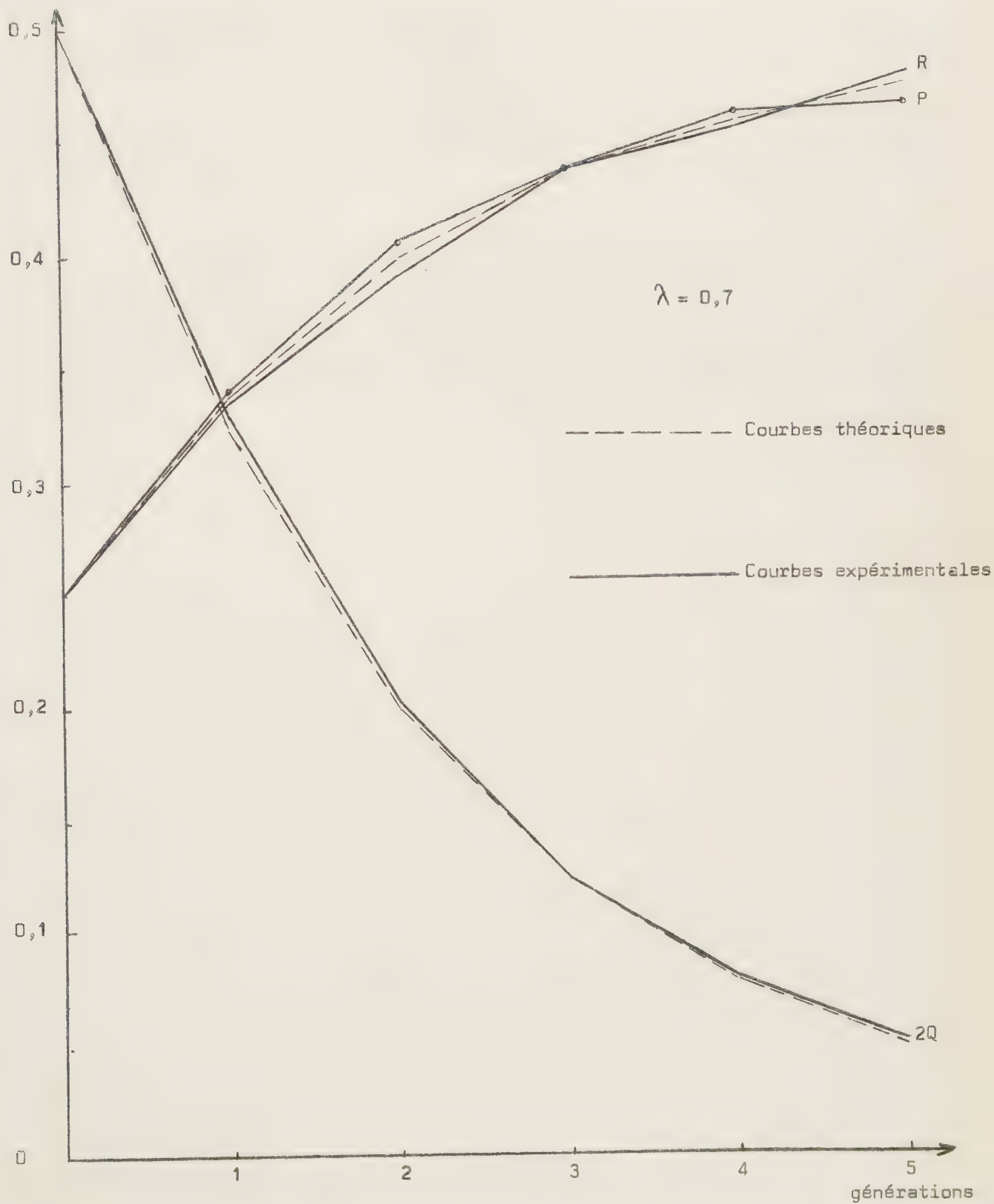


Figure 3

Génération	1	2	3	4	5	6
Valeurs théoriques	33,75	40,00	43,80	46,15	47,60	48,50
Valeurs expérimentales	31,25	39,75	44,00	46,00	49,00	48,75



Evolution moyenne de 400 populations

Figure 4

Pour la réaliser, il a fallu adopter un autre itinéraire, car il y a seulement six tables de nombres au hasard de FISHER. Toutes les précisions sont fournies en annexes pour retrouver dans le détail opératoire.

Les résultats de cette nouvelle expérience confirment absolument ceux de la précédente; les écarts entre les prévisions et les mesures sont très faibles, les points expérimentaux et les points théoriques sont pratiquement superposés, (Figure 4, page 45).

Cette deuxième partie, destinée à tester par une expérience simple la précision que l'on peut attendre de notre théorie et des résultats qu'elle apporte, se révèle concluante. Il est par conséquent raisonnable d'aborder maintenant le problème zootechnique qui nous est posé, en utilisant ces notions nouvelles pour prévoir l'évolution moyenne probable de populations soumises à certaines lois d'appariement ou, au contraire, pour définir certains paramètres des lois d'appariement de façon à obtenir un résultat précis dans les meilleures conditions.

TROISIEME PARTIE

I. ENONCE DU PROBLEME - CONDITIONS EXPERIMENTALES.

Une méthode simple permettant d'introduire un certain caractère héréditaire dans une population consiste à féconder systématiquement à chaque génération une certaine proportion des femelles par des gamètes (spermatozoïdes ou pollens) tirés de mâles purs pour ce caractère (insémination artificielle, dépôt artificiel de pollen sur les fleurs).

Il importe donc de déterminer à l'avance l'évolution probable de populations grandes ou petites, soumises à de telles lois artificielles d'appariement.

Le dessein de cette troisième partie est de calculer, au moyen des nouveaux concepts, cette évolution dans un certain nombre de cas précis, de vérifier ensuite, toujours à l'aide d'expériences analogiques, la cohérence interne des calculs, et enfin d'expérimenter sur des *Drosophiles*, de façon à mesurer réellement cette évolution; une telle expérience sur *Drosophiles* doit en outre pouvoir servir par la suite de modèle à des essais analogues sur des troupeaux.

CONDITIONS EXPERIMENTALES.

Considérons donc une certaine population P , et un certain locus, du génôme des zygotes qui la composent. Seuls les gènes de ce locus nous intéressent. Ce locus peut être occupé par toute une série de gènes homologues identiques ou non, isoactifs ou hétéroactifs que nous appelons a priori $X, Y, \dots$

Supposons par ailleurs que nous possédions une autre population, P' , dont tous les zygotes portent en ce locus le même gène A , c'est-à-dire qu'ils soient tous purs pour ce gène. Si l'effet phénotypique de ce gène A est particulièrement avantageux, nous pouvons tenter de remplacer progressivement dans P' les allèles $X, Y, \dots$ de A par A .

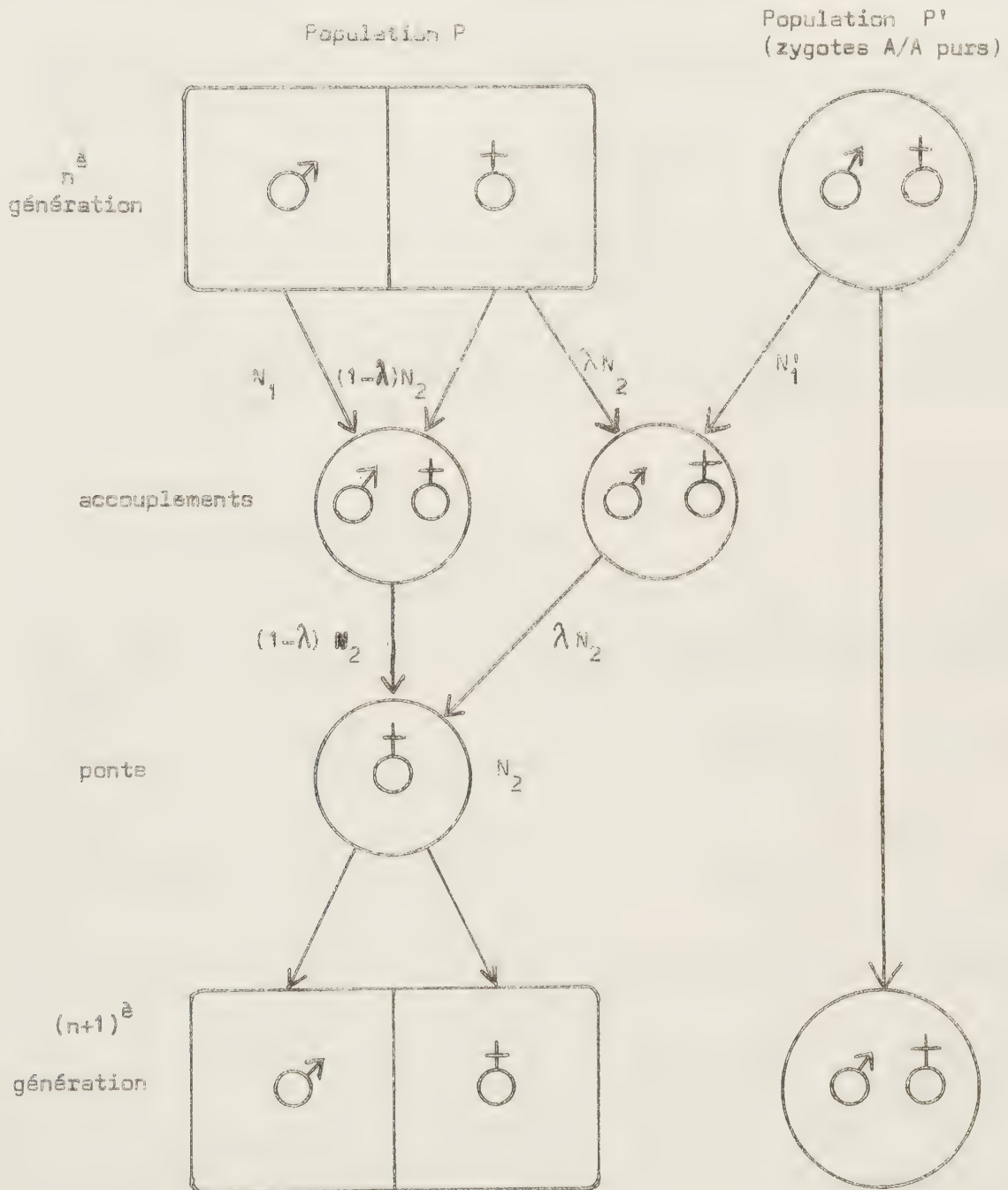
Pour ceci, systématiquement à chaque génération, extrayons de P une certaine proportion λ ($0 \leq \lambda \leq 1$) des femelles de la génération zygotique utile, et accouplons les avec des mâles pris dans P' , donc purs A/A .

L'autre fraction des femelles de la génération zygotique utile est laissée en contact panmictique avec les mâles de cette génération.

Les accouplements effectués, réunissons toutes les femelles de la génération zygotique utile; leur descendance constitue la génération suivante.

Simultanément, nous accouplons systématiquement entre eux les zygotes de la génération actuelle de P' afin d'assurer la continuité de cette population, et de disposer à chaque génération de suffisamment de mâles purs A/A .

Plan de croisements destinés à enrichir la population P en gènes A.



II. ECRITURE DES EQUATIONS - CALCUL DES SOLUTIONS.

Le résultat de l'expérience est de remplacer progressivement dans la population les gènes X, Y, ... par leur allèle A. Désignons par Z tout gène du locus qui n'est pas A.

Considérons une certaine génération zygotique n de P.

Elle est définie par un ensemble de paramètres, ses coefficients de contrainte, $F_1(n)$, $F_2(n)$, $F_3(n)$, $\phi_1(n)$, $\phi_2(n)$, $\phi_3(n)$, par $p(n)$ la probabilité de tirer le gène A, et $q(n) = 1 - p(n)$ celle de tirer un gène Z, et enfin par sa structure, $P(n)$, la probabilité de tirer un homozygote A/A, $2Q(n)$ celle de tirer un hétérozygote portant une seule fois le gène A, et $R(n)$ celle de tirer un zygote ne portant pas le gène A. De cette génération, nous tirons la génération zygotique utile n, comportant N_1 mâles et N_2 femelles choisis arbitrairement.

Les N_2 femelles sont réparties en deux lots, le premier comportant $(1 - \lambda) N_2$ femelles, le second λN_2 .

Ce premier lot est accouplé panmictiquement avec les N_1 mâles déjà cités, donc si on note $\bar{X}(n+1)$ les paramètres de sa descendance, on a comme pour les populations panmictiques d'effectifs limités (N_1 mâles, $(1 - \lambda) N_2$ femelles).

$$\bar{F}_1(n+1) = \phi_1(n), \quad \bar{\phi}_1(n+1) = \frac{1}{N_1} (1 + F_1(n)) + (1 - \frac{1}{N_1}) \phi_1(n) \quad \bar{p}(n+1) = p(n)$$

$$\bar{F}_2(n+1) = \phi_2(n), \quad \bar{\phi}_2(n+1) = \frac{1}{N_1} \left(\frac{F_2(n)}{2} \right) + (1 - \frac{1}{N_1}) \phi_2(n) \quad \bar{\pi}(n+1) = \frac{\pi}{1 - \bar{F}_2(n+1)}$$

$$\bar{F}_3(n+1) = \phi_3(n), \quad \bar{\phi}_3(n+1) = \frac{1}{N_1} \frac{F_3(n)}{2} + (1 - \frac{1}{N_1}) \phi_3(n) \quad \text{en posant :}$$

$$\frac{1}{N_1} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{(1 - \lambda) N_2} \right)$$

Le second lot est accouplé systématiquement avec des mâles purs A/A. Si on note $X^*(n+1)$ les paramètres de sa descendance, on a :

$$F_1^*(n+1) = P(n) + Q(n) ;$$

$$\phi_1^*(n+1) = \frac{1}{4} + \frac{1}{2} \left[P(n) + Q(n) \right] + \frac{1}{4} \left[\frac{1}{\lambda N_2} \frac{(1 + F_1(n))}{2} + \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \phi_1(n) \right]$$

$$F_2^*(n+1) = Q(n) + R(n) ;$$

$$\phi_2^*(n+1) = \frac{1}{2} \left[Q(n) + R(n) \right] + \frac{1}{4} \left[\frac{1}{\lambda N_2} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \phi_2(n) \right]$$

$$F_3^*(n+1) = 0 ;$$

$$\phi_3^*(n+1) = \frac{1}{4} \left[\frac{1}{\lambda N_2} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \phi_3(n) \right]$$

En effet, un zygote issu d'un mâle A/A et d'une femelle tirée de P est isocontraint chaque fois que sa mère est A/A (probabilité $P(n)$), une fois sur deux quand sa mère est A/Z (probabilité $2Q(n)$), et ne sera jamais isocontraint dans les autres cas (mère Z/Z). De même, un zygote est hétérocontraint chaque fois que sa mère est Z/Z (probabilité $R(n)$), une fois sur deux quand sa mère est A/Z (probabilité $2Q(n)$), et n'est jamais hétérocontraint dans les autres cas. Enfin, un descendant d'un tel couple n'est jamais non-contraint.

Considérons par ailleurs deux zygotes issus de tels couples, et un gène pris dans chacun d'eux.

Si ces deux gènes sont tous deux issus des mères (probabilité $\frac{1}{4}$), ces mères peuvent être communes (probabilité $1/\lambda N_2$). S'ils sont alors issus du même gène maternel (probabilité $\frac{1}{2}$), ils sont identiques donc isocontraints, si au contraire ils sont issus l'un d'un gène, l'autre de l'autre (probabilité $\frac{1}{2}$), ils sont dans la même situation de contrainte que ces deux gènes homologues. Les mères peuvent aussi être distinctes (probabilité $1/(1 - \lambda) N_2$), dans ce cas elles sont indépendantes, et les deux gènes sont dans la situation de contrainte des deux gènes maternels. La probabilité qu'ils soient isocontraints est alors $\phi_1(n)$, celle qu'ils soient hétérocontraints $\phi_2(n)$, non-contraints $\phi_3(n)$.

Si ces deux gènes sont issus, l'un d'un père, l'autre d'une mère (probabilité $\frac{1}{2}$), ils sont isocontraints chaque fois que la mère donneuse est A/A

(probabilité $P(n)$), une fois sur deux si la mère est A/Z (probabilité $2Q(n)$) jamais dans les autres cas.

Ils sont hétérocontraints chaque fois que la mère donneuse est Z/Z (probabilité $R(n)$), une fois sur deux quand celle-ci est A/Z (probabilité $2Q(n)$), jamais dans les autres cas.

Ils ne sont enfin jamais non-contraints.

Si ces deux gènes sont tous deux issus des pères (gènes paternels) (probabilité $\frac{1}{4}$) ils sont évidemment isocontraints.

Les équations sont donc bien celles que nous avons indiquées. Il convient d'y ajouter l'équation de récurrence de $p(n)$:

$$p^*(n) = \frac{1}{2} + \frac{p(n)}{2} \qquad q^*(n) = \frac{q(n)}{2}$$

en effet un gène sur deux provient du père (donc est A), l'autre de la mère.

Il faut ensuite réunir la descendance de ces deux lots de femelles pour former la génération (n+1) de la population P.

Il va de soi que :

$$F_1(n+1) = (1 - \lambda) \bar{F}_1(n+1) + \lambda F_1^*(n+1)$$

$$F_2(n+1) = (1 - \lambda) \bar{F}_2(n+1) + \lambda F_2^*(n+1)$$

$$F_3(n+1) = (1 - \lambda) \bar{F}_3(n+1) + \lambda F_3^*(n+1)$$

en effet un zygote de la réunion descend soit d'une femelle du premier lot (probabilité $1 - \lambda$), soit d'une femelle du second lot (probabilité λ).

Considérons maintenant deux zygotes de la réunion.

Ils peuvent provenir tous deux du premier lot (probabilité $(1 - \lambda)^2$) (1er cas) ou l'un du premier lot, l'autre du second (probabilité $2\lambda(1 - \lambda)$) (2ème cas), ou tous deux du second lot (probabilité λ^2) (3ème cas).

Prenons maintenant un gène du locus considéré, au hasard dans chacun de ces zygotes.

Dans le premier cas, ces deux gènes sont évidemment isocontraints avec la probabilité $\bar{\Phi}_1(n+1)$, hétérocontraints avec la probabilité $\bar{\Phi}_2(n+1)$ et

non-contraints avec la probabilité $\bar{\phi}_3(n+1)$ par définition de ces trois coefficients de contrainte.

Dans le second cas, un des zygotes (noté I) a été engendré par deux parents appartenant à P, tandis que l'autre (noté J) est issu d'une mère tirée de P et d'un père tiré de P'.

Supposons que le gène que nous tirons de J soit justement son gène paternel, (probabilité $\frac{1}{2}$), c'est donc A.

Le gène G_I tiré de I peut provenir d'un parent A/A (probabilité $P(n)$), dans ce cas, il est toujours isocontraint au gène G_J tiré de J; il peut aussi provenir d'un parent A/Z (probabilité $2Q(n)$) dans ce cas il a une chance sur deux d'être isocontraint à G_J , une chance sur deux de lui être hétérocontraint, enfin G_I peut provenir d'un parent Z/Z (probabilité $R(n)$) dans ce cas il est toujours hétérocontraint à G_J .

Si au contraire le gène que nous tirons de J est son gène maternel (probabilité $\frac{1}{2}$) il est tiré d'un zygote de la génération n de P. Comme le zygote J est nécessairement issu d'une autre mère que le zygote I (les lots de femelles ont été séparés pour la fécondation) et que les pères appartiennent à des populations disjointes, la situation de contrainte de G_I et de G_J est celle de deux gènes tirés au hasard de deux zygotes de la génération G(n) de P.

Dans le troisième cas, les deux gènes sont évidemment isocontraints avec la probabilité $\phi_1^*(n)$, hétérocontraints avec la probabilité $\phi_2^*(n)$, non contraints avec la probabilité $\phi_3^*(n)$ par définition de ces trois coefficients de contrainte.

En conséquence, nous avons :

$$\left\{ \begin{aligned} \phi_1(n+1) &= (1-\lambda)^2 \bar{\phi}_1(n+1) + 2\lambda(1-\lambda) \left[\frac{P(n) + Q(n)}{2} + \frac{\phi_1(n)}{2} \right] + \lambda^2 \phi_1^*(n+1) \\ \phi_2(n+1) &= (1-\lambda)^2 \bar{\phi}_2(n+1) + 2\lambda(1-\lambda) \left[\frac{Q(n) + R(n)}{2} + \frac{\phi_2(n)}{2} \right] + \lambda^2 \phi_2^*(n+1) \\ \phi_3(n+1) &= (1-\lambda)^2 \bar{\phi}_3(n+1) + 2\lambda(1-\lambda) \left[\frac{\phi_3(n)}{2} \right] + \lambda^2 \phi_3^*(n+1) \end{aligned} \right.$$

nous remplaçons alors les $\bar{\phi}_i(n+1)$ et les $\phi_j^*(n+1)$ par leur valeur :

$$\left\{ \begin{aligned} \phi_1(n+1) &= (1-\lambda)^2 \left[\frac{1}{N_1} \left(\frac{1+F_1(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) \phi_1(n) \right] + \lambda(1-\lambda) \left[P(n) + Q(n) + \phi_1(n) \right] \\ &\quad + \lambda^2 \left[\frac{1}{4} + \frac{1}{2} (P(n) + Q(n)) + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{\lambda N_2} \times \frac{1+F_1(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2} \right) \phi_1(n) \right) \right] \\ \phi_2(n+1) &= (1-\lambda)^2 \left[\frac{1}{N_1} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) \phi_2(n) \right] + \lambda(1-\lambda) \left[Q(n) + R(n) + \phi_2(n) \right] \\ &\quad + \lambda^2 \left[\frac{1}{2} (Q(n) + R(n)) + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{\lambda N_2} \times \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2} \right) \phi_2(n) \right) \right] \\ \phi_3(n+1) &= (1-\lambda)^2 \left[\frac{1}{N_1} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) \phi_3(n) \right] + \lambda(1-\lambda) \left[\phi_3(n) \right] \\ &\quad + \lambda^2 \left[\frac{1}{4} \left(\frac{1}{\lambda N_2} \times \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2} \right) \phi_3(n) \right) \right] \end{aligned} \right.$$

de même en remplaçant $\bar{F}_i(n+1)$ et $F_j^*(n+1)$ par leur valeur, on obtient :

$$\left\{ \begin{aligned} F_1(n+1) &= (1-\lambda) \phi_1(n) + \lambda \left[P(n) + Q(n) \right] \\ F_2(n+1) &= (1-\lambda) \phi_2(n) + \lambda \left[Q(n) + R(n) \right] \\ F_3(n+1) &= (1-\lambda) \phi_3(n) \end{aligned} \right.$$

On peut faire des regroupements et écrire :

$$\begin{aligned}\phi_1(n+1) = & \left[(1-\lambda)^2 \frac{1}{N^i} + \frac{\lambda}{4N_2} \right] \frac{1 + F_1(n)}{2} \\ & + \left[(1-\lambda)^2 \left(1 - \frac{1}{N^i}\right) + \lambda(1-\lambda) + \frac{\lambda^2}{4} \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \right] \phi_1(n) \\ & + \lambda \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) \left[P(n) + Q(n) \right] + \frac{\lambda^2}{4}\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\phi_2(n+1) = & \left[(1-\lambda)^2 \frac{1}{N^i} + \frac{\lambda}{4N_2} \right] \frac{F_2(n)}{2} \\ & + \left[(1-\lambda)^2 \left(1 - \frac{1}{N^i}\right) + \lambda(1-\lambda) + \frac{\lambda^2}{4} \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \right] \phi_2(n) \\ & + \lambda \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) \left[Q(n) + R(n) \right]\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\phi_3(n+1) = & \left[(1-\lambda)^2 \frac{1}{N^i} + \frac{\lambda}{4N_2} \right] \frac{F_3(n)}{2} \\ & + \left[(1-\lambda)^2 \left(1 - \frac{1}{N^i}\right) + \lambda(1-\lambda) + \frac{\lambda^2}{4} \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \right] \phi_3(n)\end{aligned}$$

Considérons enfin un gène quelconque d'un zygote de la réunion, on peut écrire :

$$p(n+1) = (1-\lambda) \bar{p}(n+1) + \lambda p^*(n+1)$$

c'est-à-dire :

$$p(n+1) = (1 - \lambda) p(n) + \lambda \left(\frac{1}{2} + \frac{p(n)}{2} \right) = \frac{\lambda}{2} + \left(1 - \frac{\lambda}{2} \right) p(n)$$

$$q(n+1) = \left(1 - \frac{\lambda}{2} \right) q(n)$$

Considérons aussi un gène quelconque tiré d'un zygote non hétérocontraint de la réunion. Nous pouvons écrire :

$$p(n+1) = p'(n+1) (1 - F_2(n+1)) + \frac{1}{2} F_2(n+1) = (1 - \lambda) \bar{p}(n+1) + \lambda p^*(n+1)$$

en outre :

$$\bar{p}(n+1) = \bar{p}'(n+1) (1 - \bar{F}_2(n+1)) + \frac{1}{2} \bar{F}_2(n+1)$$

et

$$p^*(n+1) = p^{*'}(n+1) (1 - F_2^*(n+1)) + \frac{1}{2} F_2^*(n+1)$$

enfin :

$$F_2'(n+1) = (1 - \lambda) \bar{F}_2(n+1) + \lambda F_2^*(n+1) , \text{ donc :}$$

$$p'(n+1) (1 - F_2(n+1)) = (1 - \lambda) \bar{p}'(n+1) (1 - \bar{F}_2(n+1)) + \lambda p^{*'}(n+1) (1 - F_2^*(n+1))$$

(formule générale dans le cas de réunion pondérée de populations).

ici nous calculons évidemment $p'(n+1)$ sous la forme :

$$p'(n) = \frac{p(n) - F_2(n) / 2}{1 - F_2(n)}$$

à chaque génération.

Enfin nous avons :

$$A = \frac{1}{2} \left[\frac{(1 - \lambda)^2}{N'} + \frac{\lambda}{4N_2} \right] = \frac{1}{8} \left[\frac{4(1 - \lambda)^2}{N'} + \frac{\lambda}{N_2} \right]$$

$$A = \frac{1}{8} \left[\frac{(1-\lambda)^2}{N_1} + \frac{(1-\lambda)^2}{(1-\lambda)N_2} + \frac{\lambda}{N_2} \right] = \frac{1}{8} \left[\frac{(1-\lambda)^2}{N_1} + \frac{1-\lambda}{N_2} + \frac{\lambda}{N_2} \right]$$

$$A = \frac{1}{8} \left[\frac{(1-\lambda)^2}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right]$$

$$\begin{aligned} B &= (1-\lambda)^2 \left(1 - \frac{1}{N'}\right) + \lambda(1-\lambda) + \frac{\lambda^2}{4} \left(1 - \frac{1}{\lambda N_2}\right) \\ &= (1-\lambda)^2 + \lambda(1-\lambda) + \frac{\lambda^2}{4} - \frac{(1-\lambda)^2}{N'} + \frac{\lambda}{4N_2} \\ &= 1 - \lambda + \frac{\lambda^2}{4} - 2A \end{aligned}$$

$$B = \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^2 - 2A$$

En définitive, nous avons donc :

$$F_1(n+1) = (1-\lambda) \phi_1(n) + \lambda p(n)$$

$$F_2(n+1) = (1-\lambda) \phi_2(n) + \lambda q(n)$$

$$F_3(n+1) = (1-\lambda) \phi_3(n)$$

$$\phi_1(n+1) = A(1 + F_1(n)) + B \phi_1(n) + C p(n) + D$$

$$\phi_2(n+1) = A F_2(n) + B \phi_2(n) + C q(n)$$

$$\phi_3(n+1) = A F_3(n) + B \phi_3(n)$$

$$p(n+1) = \frac{\lambda}{2} + \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) p(n) \quad ; \quad \text{on pose } \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) = s$$

$$A = \frac{1}{8} \left[\frac{(1-\lambda)^2}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right]$$

$$B = s^2 - 2A$$

$$C = \lambda s$$

$$D = \frac{\lambda^2}{4}$$

Il convient de noter que ces formules ne sont valables que pour des valeurs de λ et de N_2 qui rendent λN_2 entier, car elles supposent que parmi les N_2 femelles, à chaque génération, un nombre constant évidemment entier de celles-ci est accouplé avec des mâles de P' . Nous pouvons enfin écrire :

$$\begin{cases} P(n) = F_1(n) p'(n) + F_3(n) p'^2(n) \\ 2Q(n) = F_2(n) + 2F_3(n) p'(n) q'(n) \\ R(n) = F_1(n) q'(n) + F_3(n) q'^2(n) \end{cases}$$

Supposons que la population P de départ ne possède pas le gène A . Tous les zygotes de P sont donc de type Z/Z . En conséquence :

$$F_3(0) = \phi_3(0) = 0.$$

Or, les équations de récurrence donnant l'évolution de $F_3(n)$ et $\phi_3(n)$ forment un système indépendant :

$$\begin{aligned} F_3(n+1) &= (1-\lambda) \phi_3(n) & \text{ou} & \begin{vmatrix} F_3(n+1) \\ \phi_3(n+1) \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 & (1-\lambda) \\ A & B \end{vmatrix} \times \begin{vmatrix} F_3(n) \\ \phi_3(n) \end{vmatrix} \\ \phi_3(n+1) &= A F_3(n) + B \phi_3(n) \end{aligned}$$

Il ne comporte pas de second membre et les conditions à l'origine sont $(0,0)$, en conséquence, quel que soit n , $F_3(n) = \phi_3(n) = 0$.

Nous pouvons donc dans ce cas particulier simplifier les équations, le système s'écrivant :

$$\begin{cases} P(n) = F_1(n) p'(n) \\ 2Q(n) = F_2(n) \\ R(n) = F_1(n) q'(n) \end{cases}$$

$$\text{or : } q(n) = Q(n) + R(n) = F_1(n) q'(n) + \frac{1}{2} F_2(n)$$

comme $q(n+1) = (1 - \frac{\lambda}{2}) q(n)$ et $q(0) = 1$, nous pouvons écrire d'emblée que :

$$q(n) = (1 - \frac{\lambda}{2})^n$$

Donc nous pouvons calculer $P(n)$, $2Q(n)$ et $R(n)$ sous la forme :

$$\begin{cases} R(n) = q(n) - Q(n) = q(n) - \frac{1}{2} F_2(n) \\ 2Q(n) = F_2(n) \\ P(n) = 1 - (2Q(n) + R(n)) = 1 - q(n) - \frac{1}{2} F_2(n) \end{cases}$$

sachant que :

$$\begin{cases} F_2(n+1) = (1 - \lambda) \phi_2(n) + \lambda q(n) \\ \phi_2(n+1) = A F_2(n) + B \phi_2(n) + C q(n) \end{cases}$$

avec : $F_2(0) = \phi_2(0) = 0$.

Solution de ce système, sous forme vectorielle :

$$\begin{pmatrix} F_2(n+1) \\ \phi_2(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & (1 - \lambda) \\ A & B \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} F_2(n) \\ \phi_2(n) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \lambda \\ C \end{pmatrix} \times q(n)$$

α . Solution particulière du système complet, sous la forme :

$$F_2(n) = K \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^n \quad \phi_2(n) = L \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^n$$

$$\begin{pmatrix} K \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) \\ L \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 - \lambda \\ A & B \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} K \\ L \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \lambda \\ C \end{pmatrix} \quad : \text{ en simplifiant par } \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^n$$

$$\begin{cases} K \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) = (1 - \lambda) L + \lambda \\ L \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) = A K + B L + C \end{cases}$$

soit :

$$\begin{cases} K (1 - \frac{\lambda}{2}) - L (1 - \lambda) = \lambda & \times (1 - \frac{\lambda}{2} - B) \\ -K A + L (1 - \frac{\lambda}{2} - B) = C & \times (1 - \lambda) \end{cases}$$

soit : $K = \frac{(1 - \frac{\lambda}{2} - B) \lambda + (1 - \lambda) C}{(1 - \frac{\lambda}{2} - B) (1 - \frac{\lambda}{2}) - (1 - \lambda) A}$; L ne nous intéresse pas ici.

β. Solution générale du système sans second membre associé :

$$\begin{pmatrix} F_2'(n+1) \\ \phi_2'(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 - \lambda \\ A & B \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} F_2'(n) \\ \phi_2'(n) \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres s_1 et s_2 sont racines de l'équation :

$$\begin{vmatrix} -s & 1 - \lambda \\ A & B - s \end{vmatrix} = s^2 - B s - A (1 - \lambda) = 0 ; \Delta = B^2 + 4A (1 - \lambda) = \delta^2 (\delta > 0)$$

$$s_1 = \frac{B + \delta}{2} \quad s_2 = \frac{B - \delta}{2} \quad , \quad s_1 - s_2 = \delta$$

$$F_2'(n) = F s_1^n + G s_2^n$$

$$\phi_2'(n) = H s_1^n + I s_2^n \quad ; \quad \text{la solution de } \phi_2'(n) \text{ ne nous intéresse pas ici.}$$

La solution générale du système total est :

$$F_2(n) = F_2'(n) + K (1 - \frac{\lambda}{2})^n$$

$$\phi_2(n) = \phi_2'(n) + L (1 - \frac{\lambda}{2})^n$$

les coefficients F, G, H, I du problème étant définis par les conditions initiales :

$$F_2(0) = \phi_2(0) = 0 \quad F_2(1) = \lambda \quad \phi_2(1) = \lambda c$$

c'est-à-dire :

$$\begin{cases} F + G + K = 0 \\ s_1 F + s_2 G + (1 - \frac{\lambda}{2}) K = \lambda \end{cases}$$

soit :

$$F + G = -K$$

$$F s_1 + G s_2 = \lambda - (1 - \frac{\lambda}{2}) K$$

$$F = \frac{K (1 - \frac{\lambda}{2} - s_2) + \lambda}{\delta} \quad \text{soit} \quad F = -\frac{K}{2} + \frac{\frac{K}{2} (B - 2q) + \lambda}{\delta} = -\frac{K}{2} + a$$

$$G = -\frac{K (1 - \frac{\lambda}{2} - s_1) + \lambda}{\delta} \quad \text{soit} \quad G = -\frac{K}{2} - \frac{\frac{K}{2} (B - 2q) + \lambda}{\delta} = -\frac{K}{2} - a$$

III. CALCUL AUTOMATIQUE DES RESULTATS.

Le calcul automatique des solutions, et celui de l'évolution probable, ont été réalisés sur calculateur électronique Olivetti P.101.

Une telle méthode permet de déterminer rapidement les valeurs optimales à donner aux paramètres pour arriver dans les plus brefs délais aux résultats attendus.

Le calcul de l'évolution de telles populations a été effectué pour $N_1 = N_2 = 20$, et λ variant par dixième de 0,1 à 0,9. Les anciens gènes X, Y, etc... sont progressivement remplacés par leur allèle A. Le remplacement du gène Z par son allèle A étant asymptotique, il est considéré comme total quand la proportion de Z restants devient inférieure à 5 %.

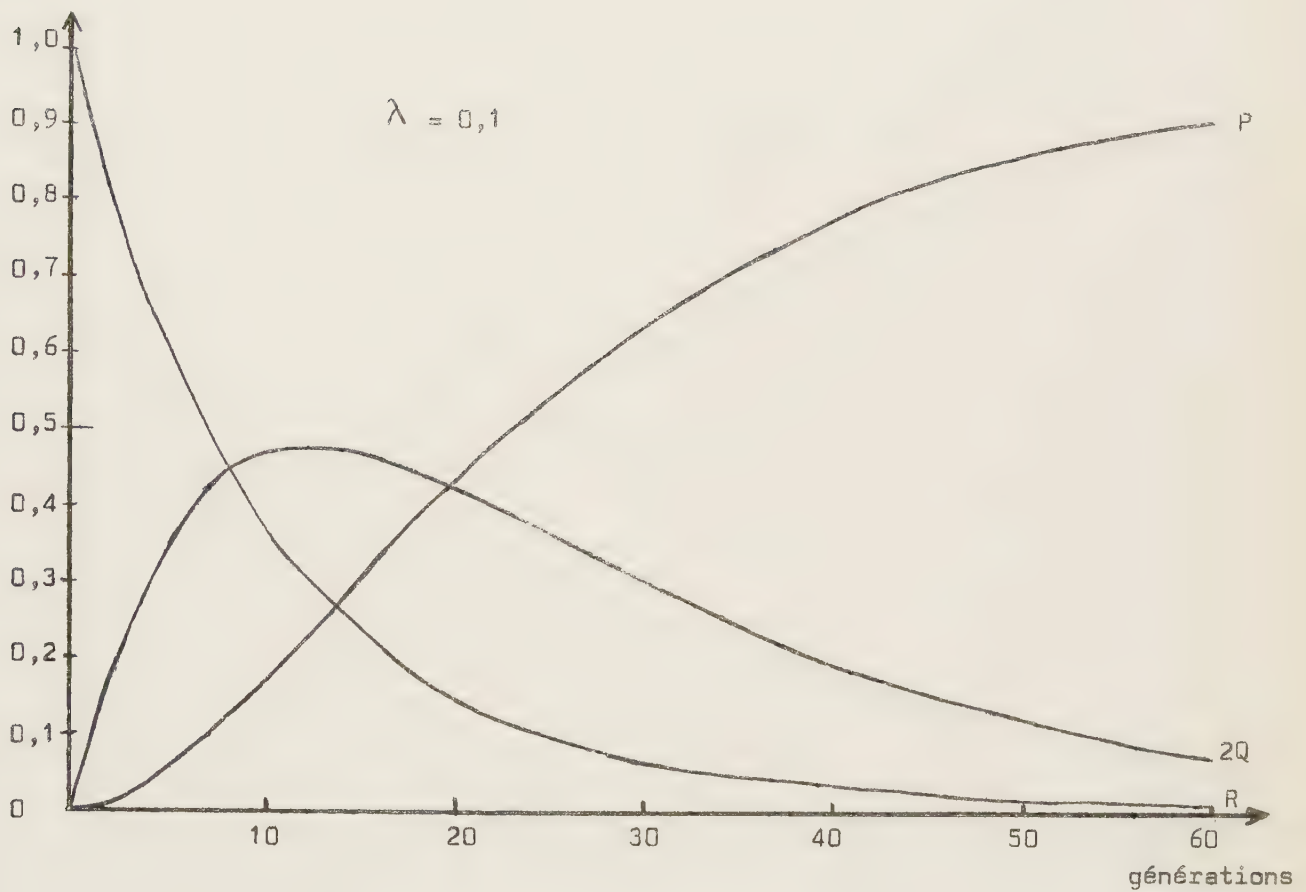
Quant à la structure de la population, elle évolue de la façon suivante : la proportion de zygotes du type initial décroît uniformément, et devient nulle. Au contraire, la proportion de zygotes porteurs d'un seul gène A croît rapidement, puis décroît lentement pour finalement s'annuler. Enfin, la proportion de zygotes purs A/A, nulle à la première génération, croît uniformément vers 100 %.

La dernière figure représente l'évolution probable de 3 populations, pour la même valeur de λ ($\lambda = 0,5$), mais dont les tailles respectives sont $N_1 = N_2 = 1000$, $N_1 = N_2 = 10$, $N_1 = N_2 = 2$.

Il est évident, sur cette figure, que leurs évolutions probables sont quasi superposables: cela signifie donc qu'une telle expérience, opérée sur un troupeau unique de 2000 zygotes ou sur 100 troupeaux de 20 zygotes, conduira aussi vite au résultat recherché.

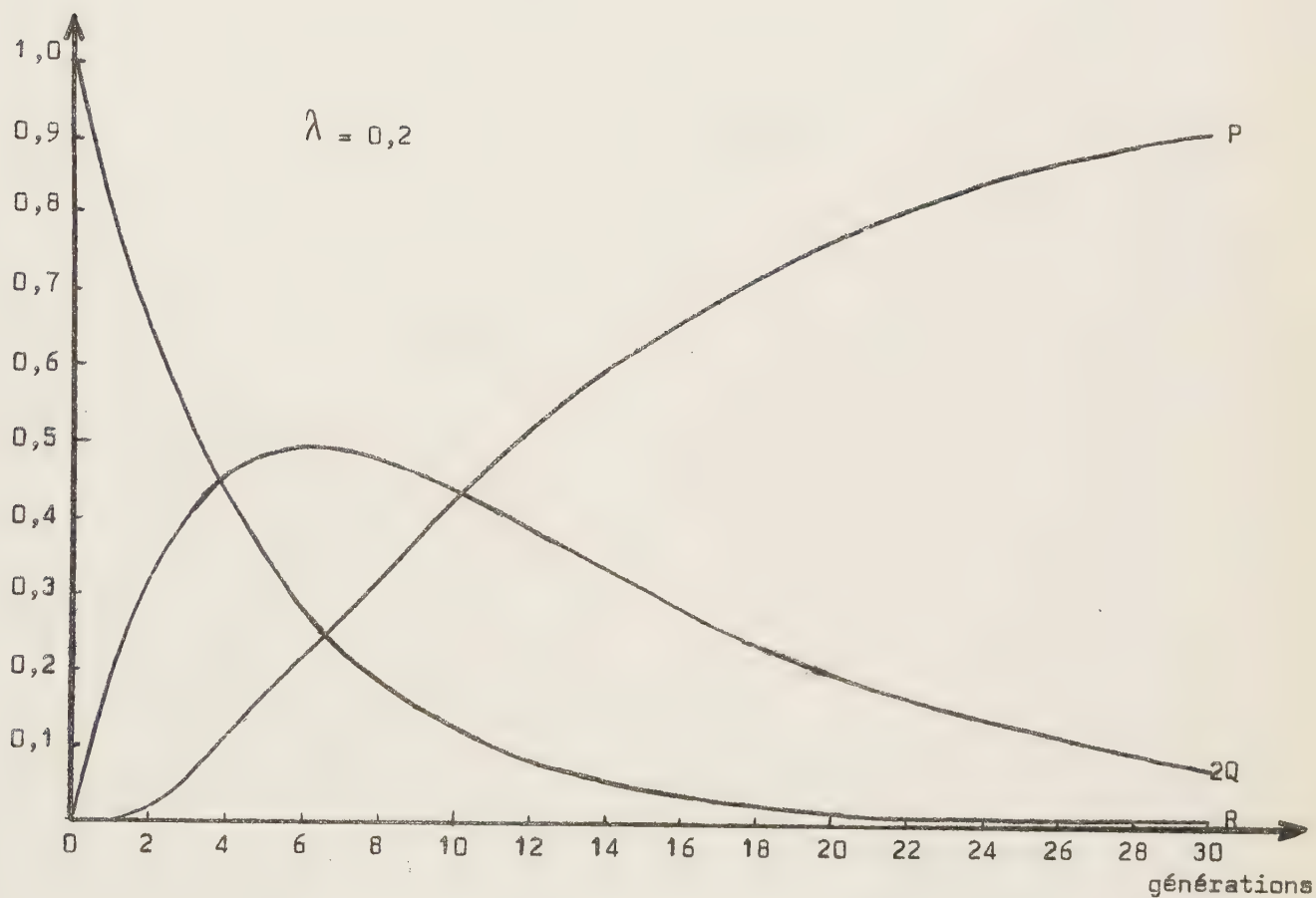
Evolution moyenne probable de populations dont la
proportion de femelles systématiquement accouplées
à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,1$.

$$N_1 = N_2 = 20.$$



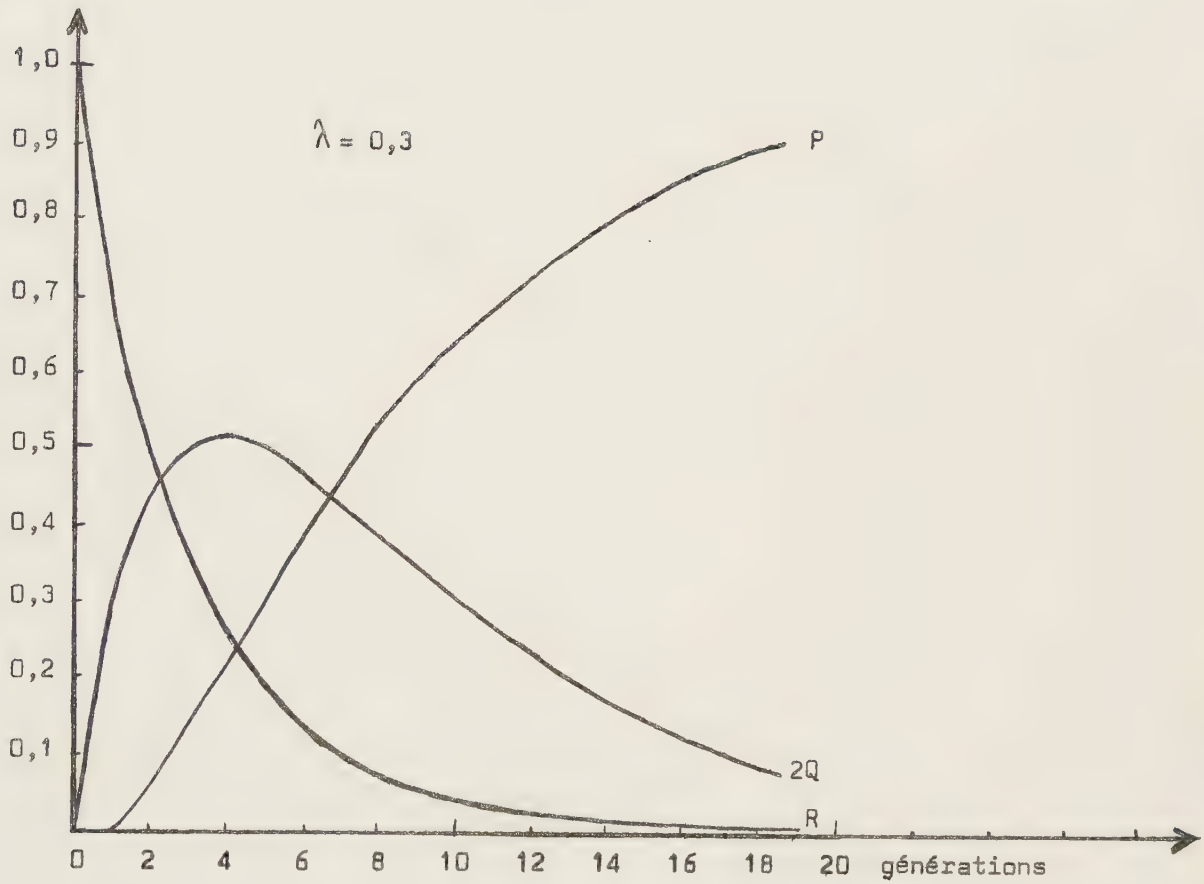
Evolution moyenne probable de populations dont la
proportion de femelles systématiquement accouplées
à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,2$.

$$N_1 = N_2 = 20.$$



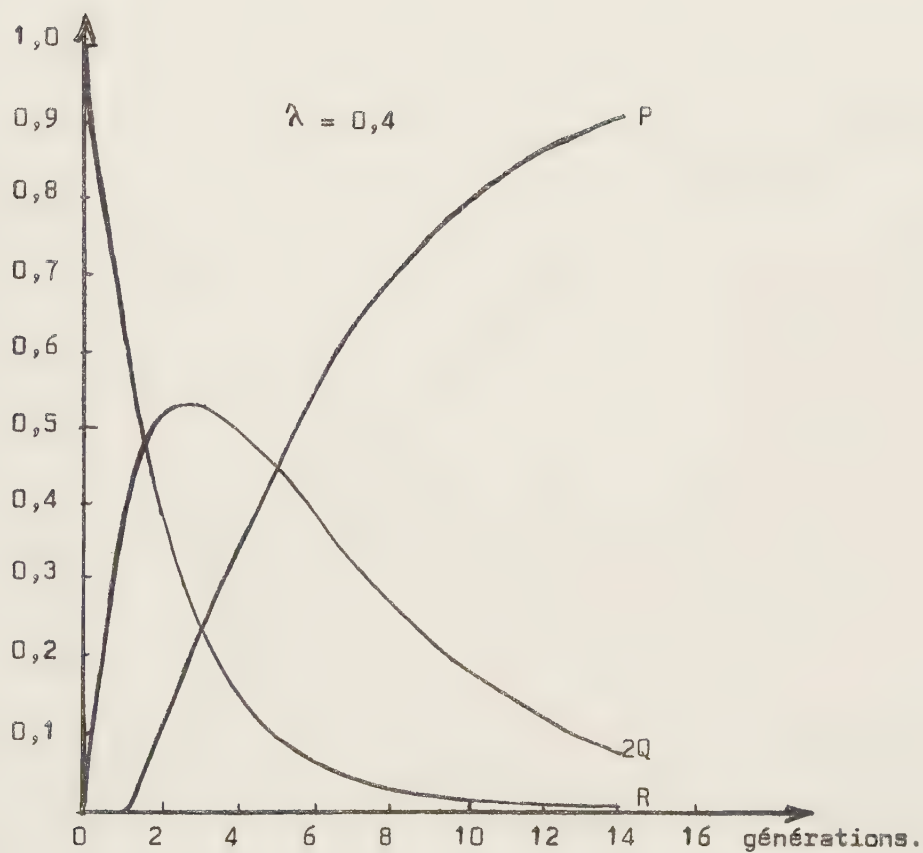
Evolution moyenne probable de populations dont la proportion de femelles systématiquement accouplées à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,3$.

$$N_1 = N_2 = 20.$$



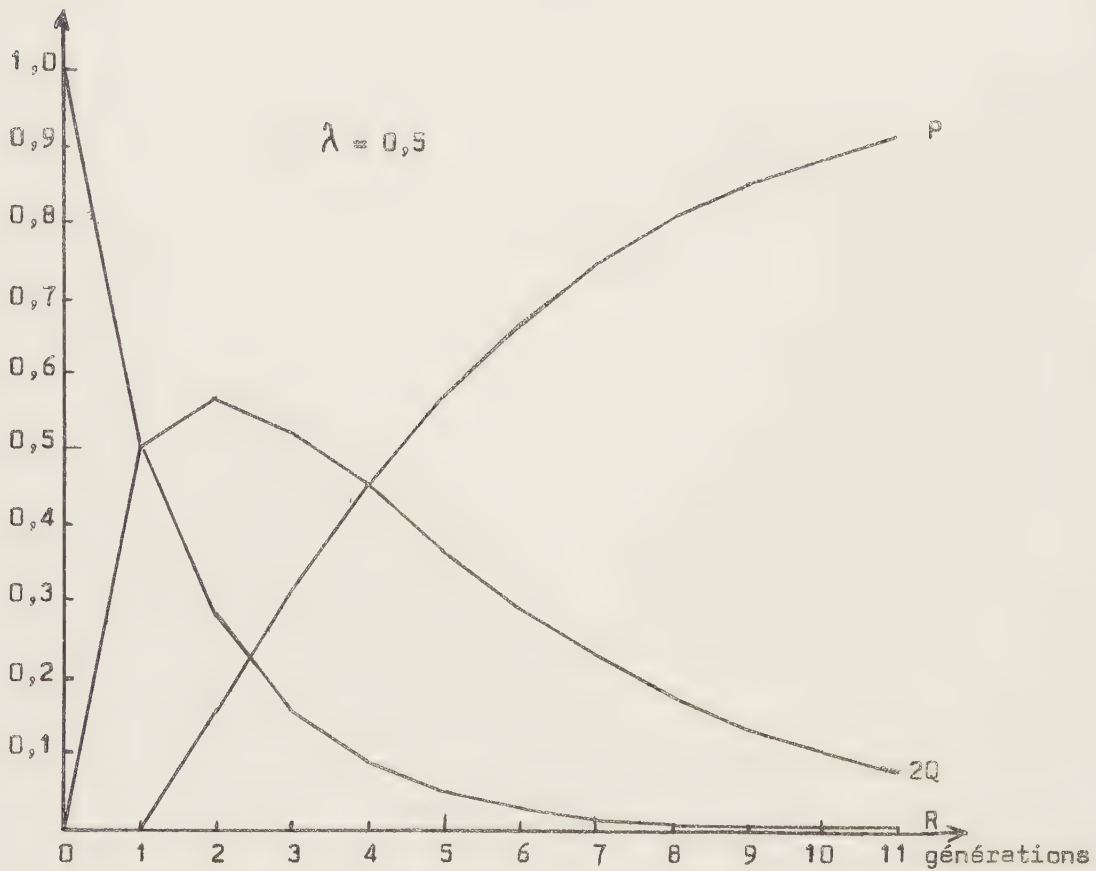
Evolution moyenne probable de populations dont la
proportion de femelles systématiquement accouplées
à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,4$.

$$N_1 = N_2 = 20$$



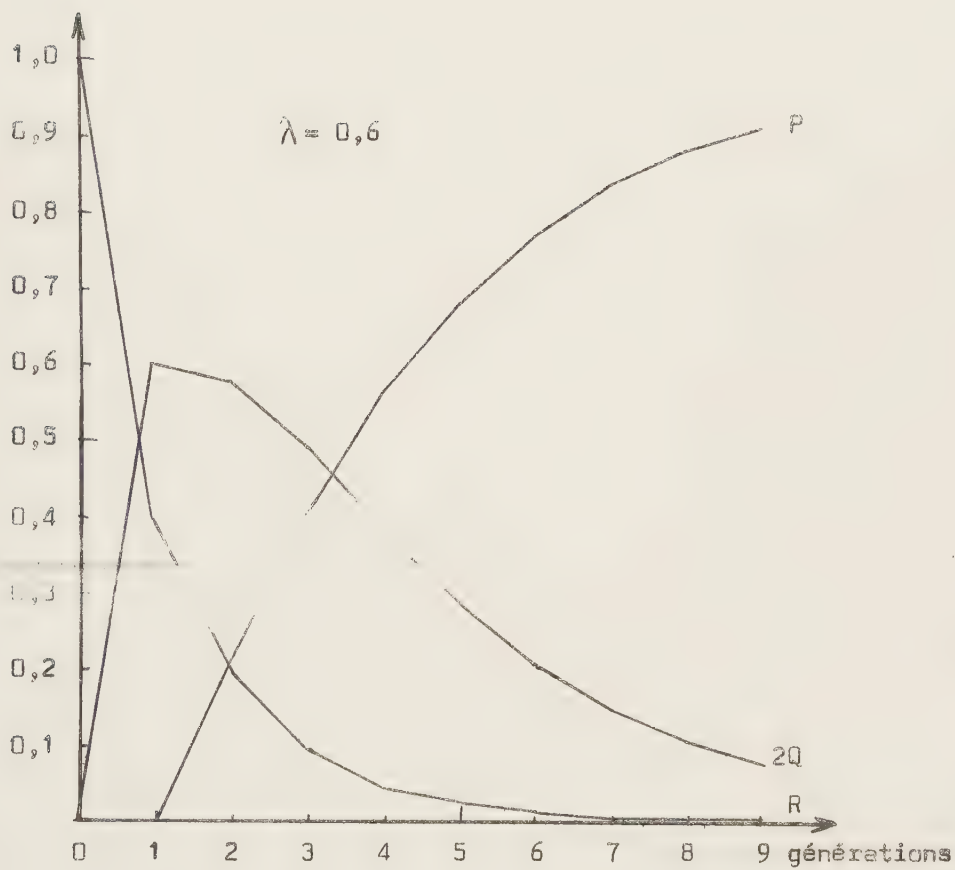
Evolution moyenne probable de populations dont la
proportion de femelles systématiquement accouplées
à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,5$.

$$N_1 = N_2 = 20.$$



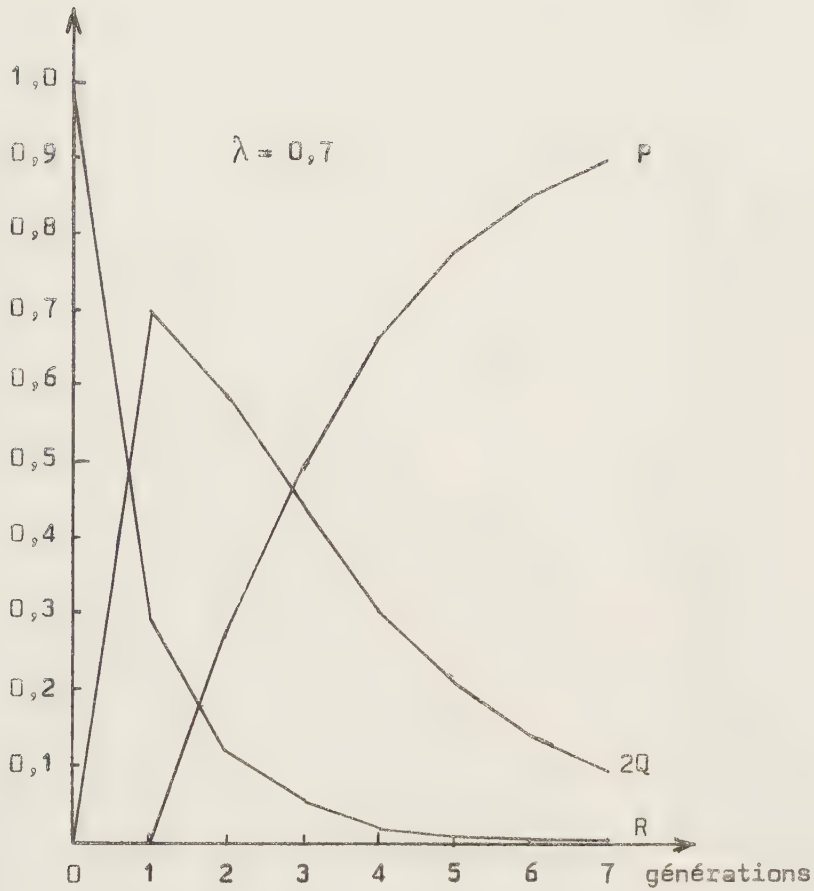
Evolution moyenne probable de populations dont la proportion de femelles systématiquement accouplées à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,6$.

$$N_1 = N_2 = 20.$$



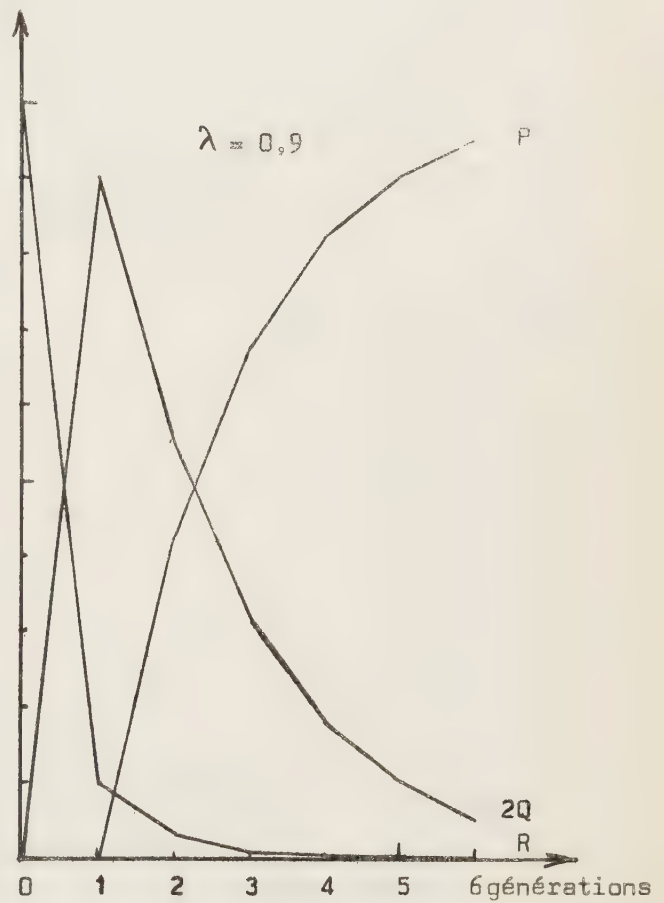
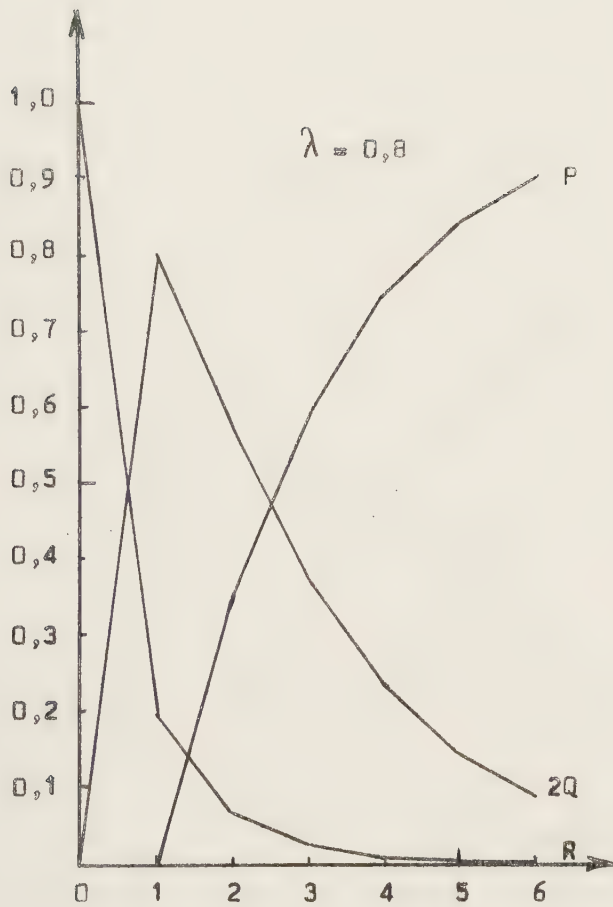
Evolution moyenne probable de populations dont la
proportion de femelles systématiquement accouplées
à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,7$

$$N_1 = N_2 = 20.$$



Evolution moyenne probable de populations dont la
proportion de femelles systématiquement accouplées
à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,8$
et $\lambda = 0,9$

$$N_1 = N_2 = 20.$$

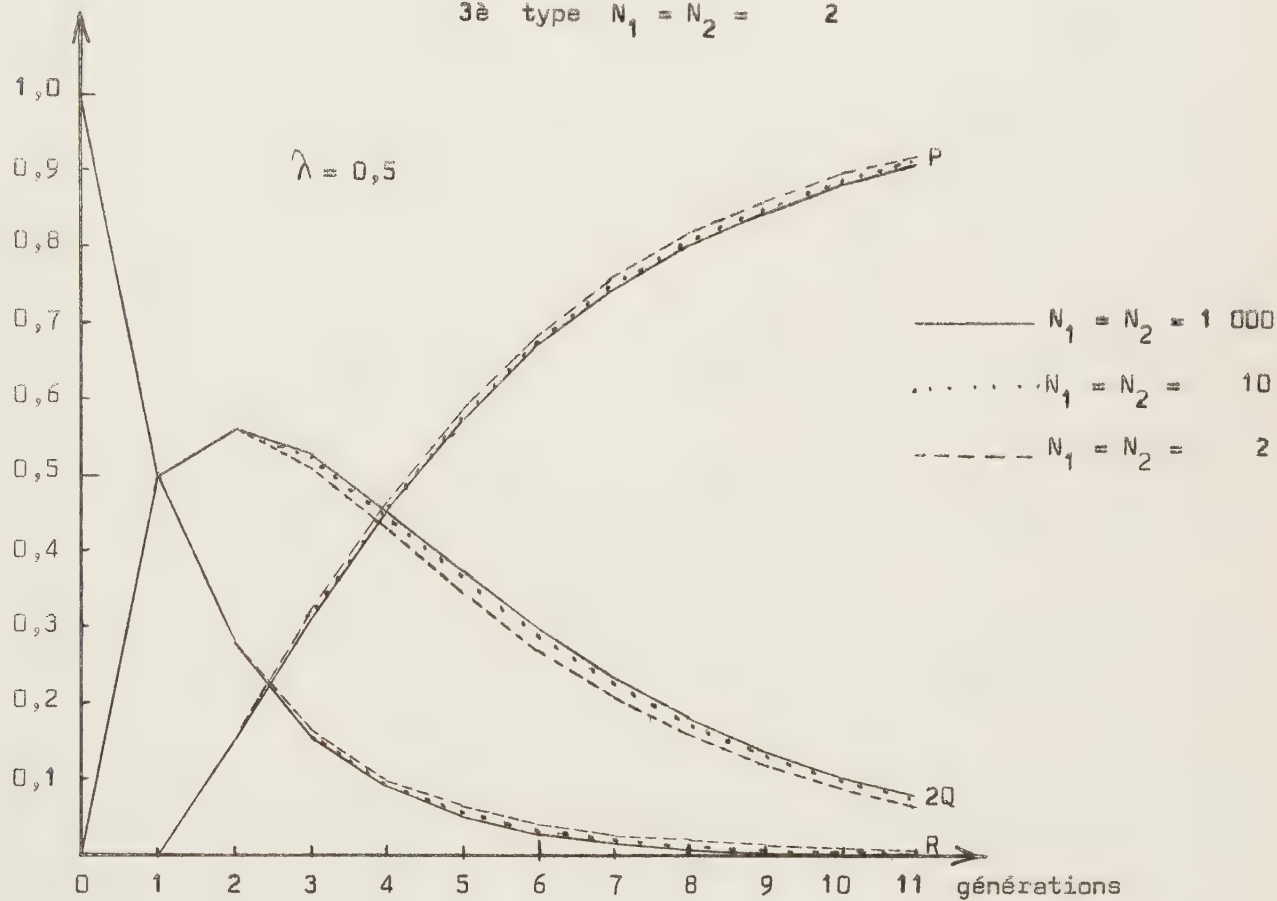


Comparaisons de l'évolution moyenne probable de trois types de populations dont la proportion de femelles systématiquement accouplées à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,5$.

1er type $N_1 = N_2 = 1\ 000$

2è type $N_1 = N_2 = 10$

3è type $N_1 = N_2 = 2$



IV. EXPERIENCES ANALOGIQUES DE CONTROLE.

Ce type d'expérience étant assez différent de celui de la précédente partie, il paraît opportun de réaliser quelques expériences analogiques de contrôle. Le procédé de simulation analogique est exposé en annexe.

Dans tous les cas, les générations zygotiques utiles comportent 20 mâles et 20 femelles reproducteurs à chaque génération, plus un nombre indéterminé (mais suffisant) de mâles purs A/A.

Les expériences analogiques de contrôle portent sur cinq populations indépendantes avec $\lambda = 0,1$, cinq avec $\lambda = 0,2$, et cinq avec $\lambda = 0,4$, et elles ont été poursuivies jusqu'à la 6ème génération. Les moyennes des évolutions de chacun de ces types de population ont été comparées aux moyennes probables calculées.

RESULTATS :

La composition de chaque génération zygotique utile y est donnée par 9 nombres (voir tableau). Cette composition est définie par les tables de nombre au hasard de FISHER.

Ces 9 nombres sont disposés à chaque fois dans un carré de 9 cases. La 1ère colonne indique la composition en femelles du lot panmictique : il y en a en tout $(1 - \lambda) \times N_2$, soit 18 pour $\lambda = 0,1$, 16 pour $\lambda = 0,2$, 12 pour $\lambda = 0,4$. La 2ème colonne indique la composition en mâles du lot panmictique, il y en a en tout $N_1 = 20$. La 3ème colonne indique la composition en femelles du lot de femelles systématiquement accouplées à des mâles purs A. Il y en a en tout λN_2 , soit 2 pour $\lambda = 0,1$, 4 pour $\lambda = 0,2$, 8 pour $\lambda = 0,4$.

Entre ces carrés de 9 cases, il y a une colonne de 3 cases. Elle indique la composition probable en pourcentage de la descendance de ces zygotes reproducteurs. C'est à partir d'elle que sera définie la génération zygotique utile suivante. (Tableaux pages 74 à 79).

Au bas de la page, cinq diagrammes illustrent les résultats, un diagramme par population. En pointillé est inscrite la courbe calculée. Les moyennes de ces cinq populations sont chacune données sur un grand graphique, et superposées à la courbe calculée.

Une simple observation permet de juger la concordance entre ces résultats expérimentaux et ceux obtenus par le calcul.

Il convient de noter l'importance des notions de probabilité a priori $p(n)$ de tirer le gène A, et de probabilités conditionnées par l'appartenance

à une classe de zygotes (isocontraints, hétérocontraints, non contraints) de tirer le gène A, notées respectivement $p_1(n)$, $p_2(n)$, $p_3(n)$. Si on écrit en effet $p_1(n) = p_3(n) = p(n)$ on aboutit à des résultats qui diffèrent beaucoup de ceux fournis par les expériences analogiques.

Il importe de préciser que ces expériences analogiques ne sont pas du tout gratuites. Ce sont elles qui ont permis de mettre en évidence une insuffisance d'analyse; nous n'avions en effet pas vu primitivement que la probabilité de tirer un gène A pouvait être soit conditionnée par l'appartenance à certaines classes de contrainte du zygote dont il provenait, soit non conditionnée quand on tirait au hasard le zygote dans sa génération.

TABLEAU DES GENERATIONS : $N_1 = N_2 = 20$; $\lambda = 0,1$

5 populations indépendantes.

	♂	♂	♂	2è	♂	♂	♂	3è	♂	♂	♂	4è	♂	♂	♂	5è	♂	♂	♂	6è
Z	16	19	2	82,9	17	15	2	76,5	16	13	2	70,1	13	13	2	63,94	14	15	2	67,81
H	2	1	0	17,0	1	5	0	23,1	2	7	0	29	5	7	0	33,86	3	5	0	30,6
A	0	0	0	0,1	0	0	0	0,4	0	0	0	0,9	0	0	0	2,2	1	0	0	1,56
Z	17	18	2	83,12	15	16	2	74,25	13	18	0	73,62	12	15	2	57,75	14	13	2	64
H	1	2	0	16,75	3	4	0	25,0	5	2	2	20,75	4	3	0	38,75	4	6	0	34
A	0	0	0	0,12	0	0	0	0,75	0	0	0	5,62	2	2	0	3,5	0	1	0	2
Z	18	18	2	85,5	13	20	2	77,5	12	17	2	69,37	11	16	1	65,25	11	12	0	52,5
H	0	2	0	14,5	5	0	0	22,5	6	3	0	29,50	7	4	1	30,50	6	6	1	40
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,12	0	0	0	4,25	1	2	1	7,5
Z	17	19	2	85,31	15	18	1	78,37	14	16	1	69,75	12	12	1	52	8	12	0	50
H	1	1	0	14,62	3	2	1	18,75	3	4	1	26,5	2	8	1	40,5	9	8	2	39,5
A	0	0	0	0,06	0	0	0	2,87	1	0	0	3,75	4	0	0	7,5	1	0	0	10,5
Z	15	18	1	78,37	15	17	1	72	14	9	2	56	11	11	2	56,19	12	11	1	56,25
H	3	2	1	18,75	2	2	1	24,5	4	10	0	41	7	9	0	39,87	6	8	1	37,5
A	0	0	0	2,87	1	1	0	3,5	0	1	0	3	0	0	0	3,94	0	1	0	6,25

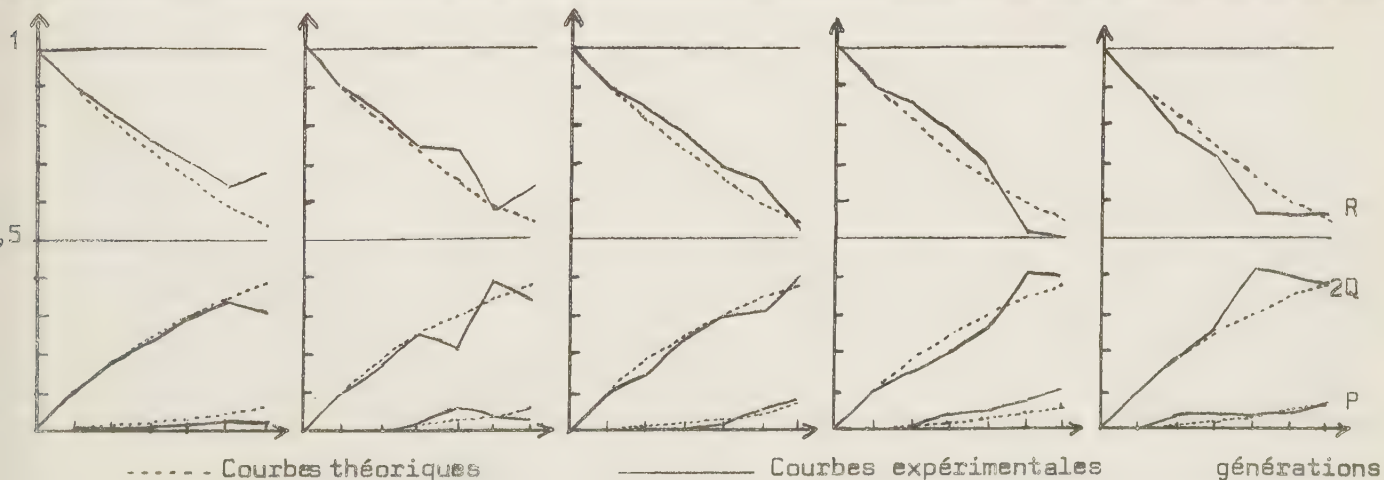


TABLEAU DES GENERATIONS : $N_1 = N_2 = 20$; $\lambda = 0,2$

5 populations indépendantes.

	♂	♂	♂	2e	♂	♂	♂	3e	♂	♂	♂	4e	♂	♂	♂	5e	♂	♂	♂	6e
Z	11	13	3	55,7	11	10	4	48,7	7	10	3	38,1	7	11	3	42,6	5	9	2	38,1
H	5	7	1	39,6	4	10	0	47,5	7	9	1	51,9	8	9	1	49,3	11	11	1	46,9
A	0	0	0	4,7	1	0	0	3,7	2	1	0	10,1	1	0	0	8,1	0	0	1	15,1
Z	11	17	3	62,4	10	14	2	53,1	8	13	2	45,4	5	10	1	35,6	8	8	0	33,7
H	5	3	1	34,1	5	6	2	39,2	6	7	2	45,2	9	10	3	48,7	4	11	4	46,5
A	0	0	0	3,4	1	0	0	7,6	2	0	0	9,4	2	0	0	15,6	4	1	0	19,7
Z	16	18	3	76	11	16	4	59,1	7	10	3	41,2	9	7	1	37,1	7	6	1	27,3
H	0	2	1	21,5	5	3	0	39,4	8	10	1	50	4	13	2	44,7	5	11	1	46,4
A	0	0	0	2,5	0	1	0	1,6	1	0	0	8,7	3	0	1	18,1	4	3	2	26,3
Z	14	13	4	61,9	9	10	2	46,9	3	11	1	29	2	4	2	18,4	4	2	0	15
H	2	7	0	37,2	7	10	2	43,7	10	7	1	47,5	10	13	2	55,2	8	11	3	47,5
A	0	0	0	0,9	0	0	0	9,4	3	2	2	23,5	4	3	0	26,4	4	7	1	37,5
Z	10	16	3	58,5	9	11	4	46,5	11	7	3	42,2	5	6	3	28,7	3	6	1	23,4
H	6	4	1	37,5	6	9	0	49	5	11	1	50,6	10	11	1	56	11	10	2	49,7
A	0	0	0	4	1	0	0	4,5	0	2	0	7,2	1	3	0	15,2	2	4	1	26,9

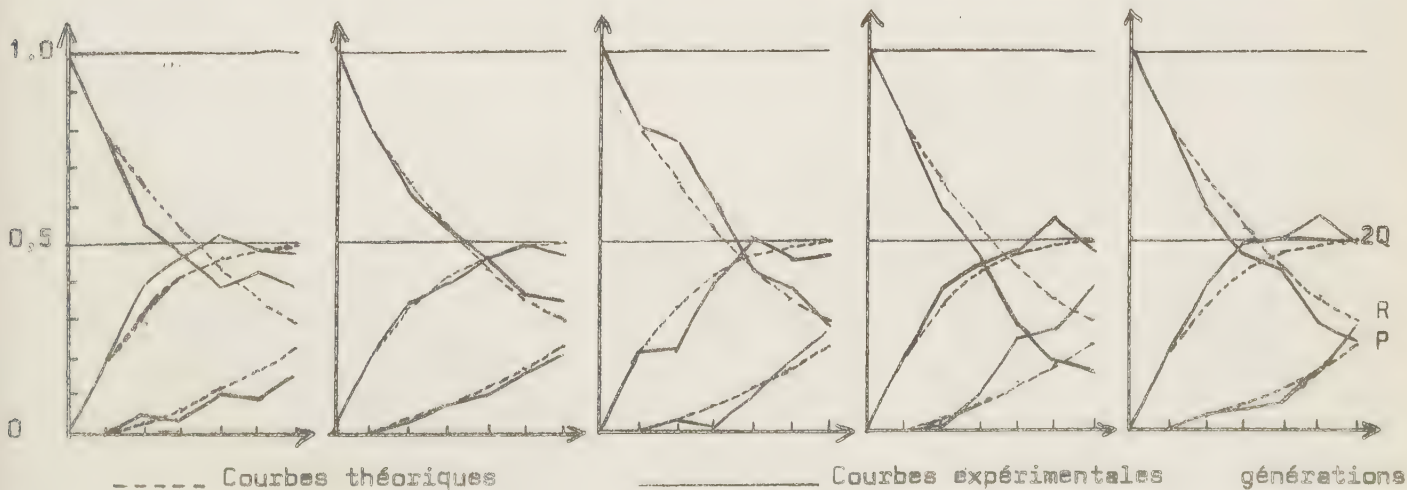
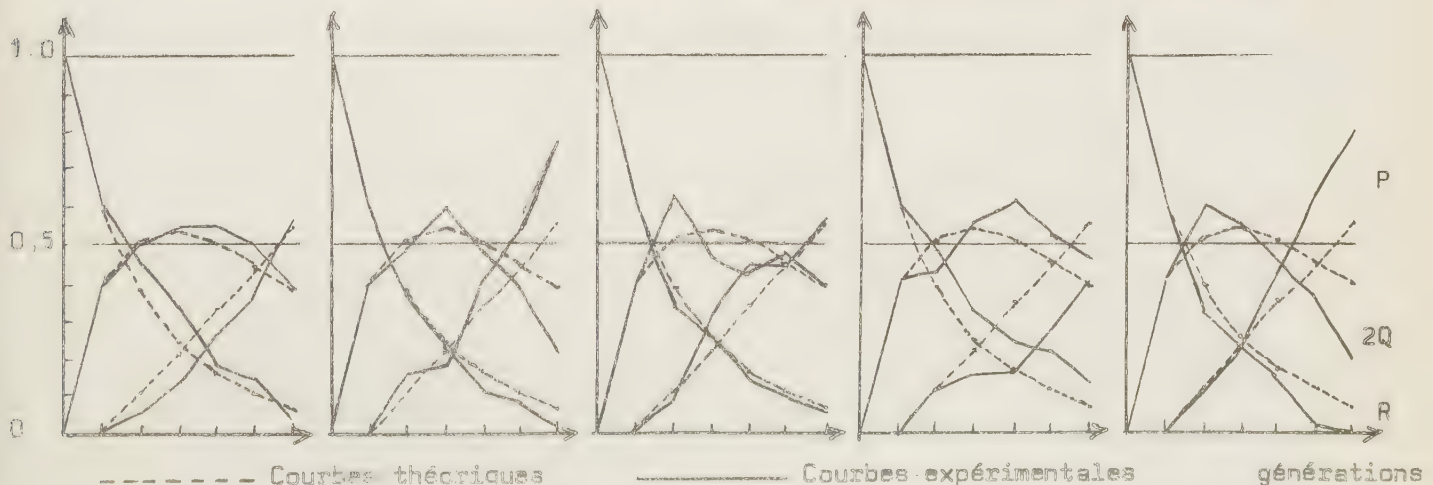


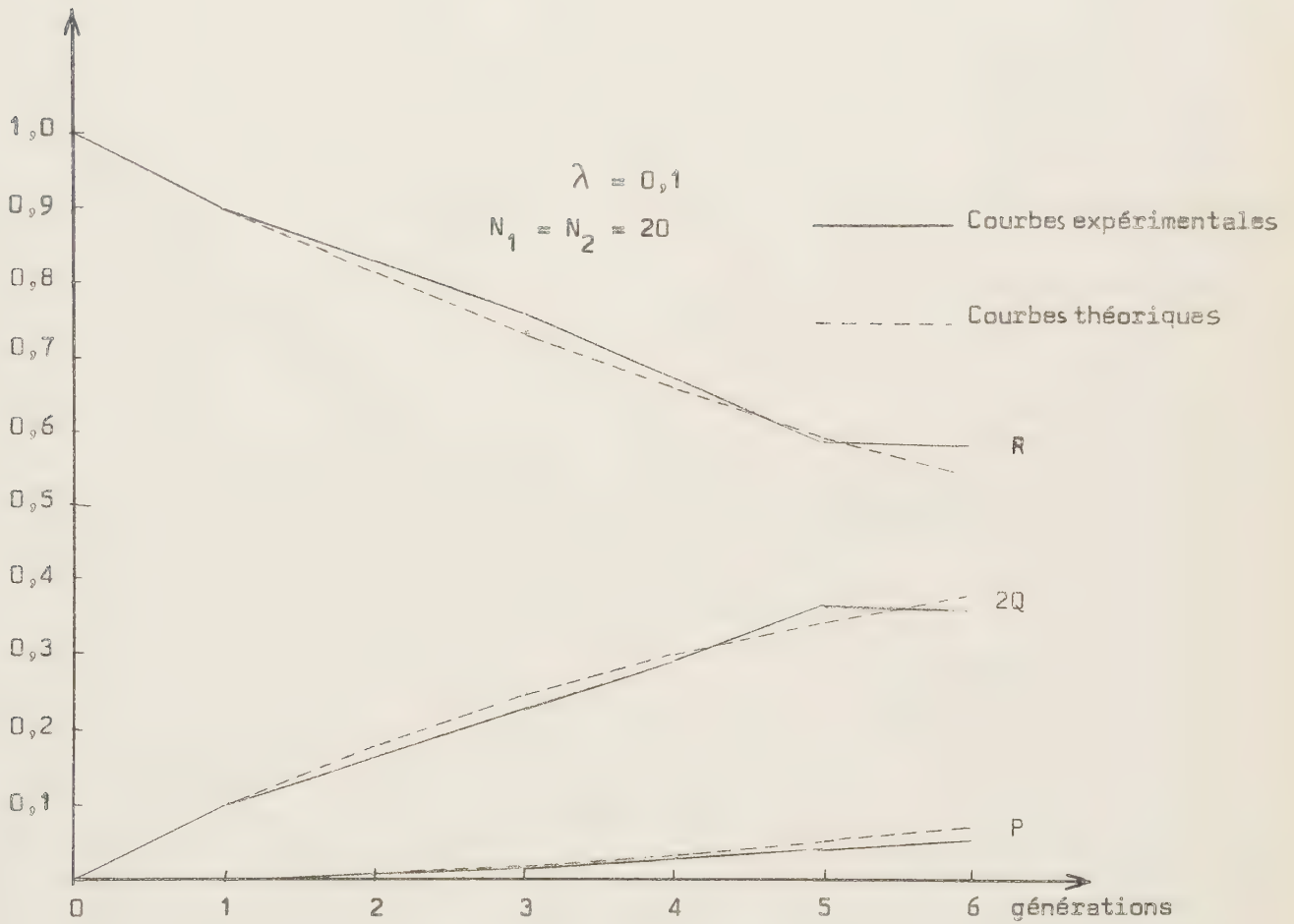
TABLEAU DES GENERATIONS : $N_1 = N_2 = 20$: $\lambda = 0.4$

5 populations indépendantes.

	$\bar{O}$	$\bar{O}^{\nearrow}$	$\bar{O}$	2e	$\bar{O}$	$\bar{O}^{\nearrow}$	$\bar{O}$	3e	$\bar{O}$	$\bar{O}^{\nearrow}$	$\bar{O}$	4e	$\bar{O}$	$\bar{O}^{\nearrow}$	$\bar{O}$	5e	$\bar{O}$	$\bar{O}^{\nearrow}$	$\bar{O}$	6e
Z	10	12	6	44	7	9	5	31,5	5	3	3	18,7	3	5	1	14,2	0	5	0	4,7
H	2	8	2	50	4	10	2	52	3	14	4	55	6	9	6	50	4	9	4	39
A	0	0	0	6	1	1	1	14,5	3	3	1	26,2	3	6	1	33,7	8	6	4	56,2
Z	6	12	3	36	4	6	4	22,5	1	3	1	11,9	1	0	0	7,9	1	0	0	1
H	6	8	5	48,5	7	12	4	58,5	8	12	5	47,2	7	14	4	37,7	2	4	3	21,5
A	0	0	0	15,5	1	2	0	19	5	4	2	40,9	4	6	4	54,4	9	16	5	77,5
Z	6	8	7	31,5	4	7	1	24	2	5	1	13,5	2	3	2	9	2	0	1	5,6
H	6	12	1	61,5	8	10	5	48,5	6	6	3	42,5	4	12	3	46,5	5	10	3	38,7
A	0	0	0	7	0	3	2	30,5	2	7	4	44	6	5	3	44,5	5	10	4	55,6
Z	9	15	4	47,2	6	11	3	31,5	4	8	5	23,4	4	10	2	21,9	1	3	0	13,1
H	3	4	4	42	6	6	2	24	7	9	3	40,6	5	7	5	51,6	9	13	4	39,9
A	0	0	0	10,7	0	3	1	14,5	1	3	0	15,9	3	3	1	26,4	2	4	4	47
Z	5	10	6	31,9	2	9	3	22,7	3	5	1	14,6	0	3	0	1,9	0	0	0	0,4
H	7	10	2	58,7	9	10	5	56,5	7	8	4	45,2	2	9	5	36,2	3	2	4	19,7
A	0	0	0	9,4	1	1	0	20,7	2	7	3	40,1	10	8	3	61,9	9	18	4	79,9

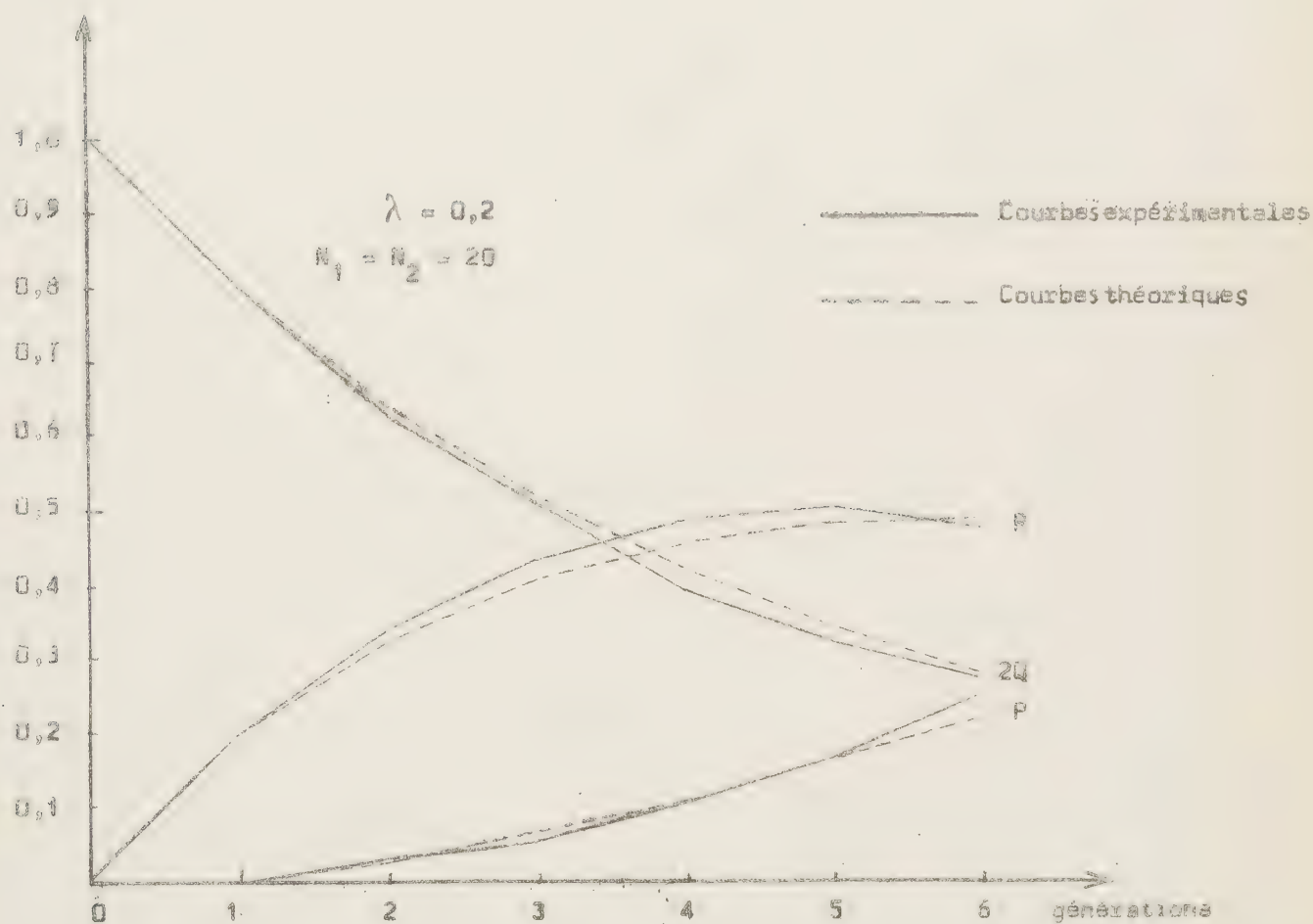


Moyenne de l'évolution de 5 populations analogiques indépendantes, dont la proportion de femelles systématiquement accouplées à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,1$



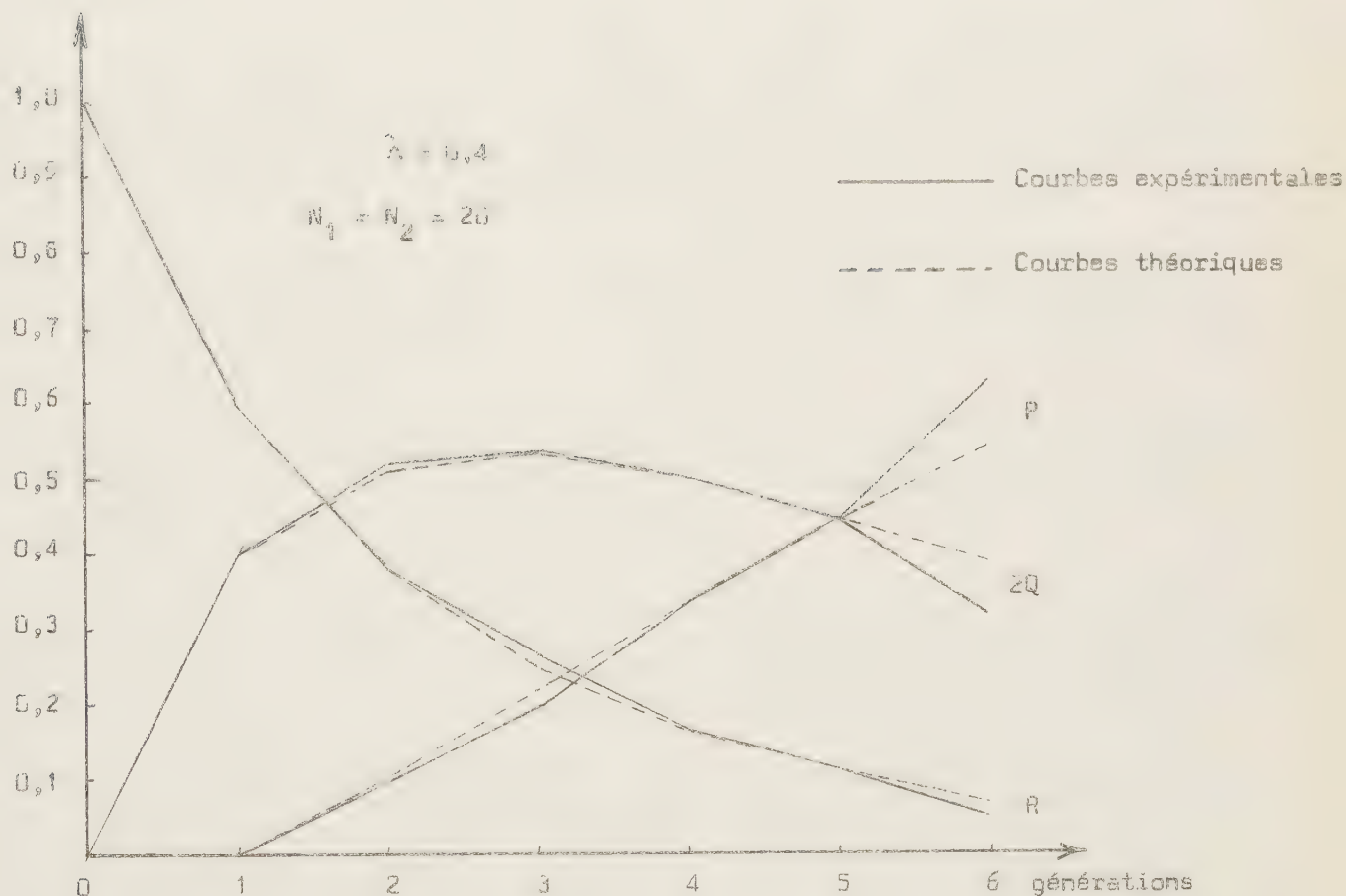
n		0	1	2	3	4	5	6
P(n) (%)	théorique	0	0	0,7	1,9	3,4	5,2	7,2
	expérimentale			0,6	1,5	2,3	4,3	5,6
2Q(n) (%)	théorique	0	10	18,0	24,8	30,3	34,9	38,5
	expérimentale			16,3	22,8	29,3	36,7	36,3
R(n) (%)	théorique	100	90	81,2	73,4	66,3	59,9	54,2
	expérimentale			83,0	75,7	67,8	59,0	58,1

Moyenne de l'évolution de 5 populations analogiques indépendantes, dont la proportion de femelles systématiquement accouplées à des mâles pure A/A est $\lambda = 0,2$



n		0	1	2	3	4	5	6
P(n) (%)	théorique	0	0	2,8	6,8	11,5	16,6	22
	expérimentale			3,1	5,4	11,7	16,7	25,1
2Q(n) (%)	théorique	0	20	32,4	40,7	45,8	48,6	49,7
	expérimentale			34	43,8	49,0	50,8	47,4
R(n) (%)	théorique	100	80	64,8	52,6	42,7	34,7	28,3
	expérimentale			62,9	50,9	39,2	32,5	27,5

Moyenne de l'évolution de 5 populations analogiques indépendantes, dont la proportion de femelles systématiquement accouplées à des mâles purs A/A est $\lambda = 0,4$



n		0	1	2	3	4	5	6
P(n) (%)	théorique	0	0	10,4	22,2	34,0	44,7	54,3
	expérimentale			9,7	19,8	33,4	44,5	63,2
2Q(n) (%)	théorique	0	40	51,2	53,1	50,2	45,0	39,0
	expérimentale			52,1	53,7	50,1	44,4	31,8
R(n) (%)	théorique	100	60	38,4	24,6	15,9	10,3	6,7
	expérimentale			38,1	26,4	16,4	11,0	5,0

V. EXPERIENCE BIOLOGIQUE D'ILLUSTRATION.

A. CONSIDERATIONS GENERALES.

Ces travaux théoriques et analogiques demeureront très incomplets s'ils n'étaient accompagnés d'une expérience véritable, pratiquée sur des animaux diploïdes à reproduction sexuée.

Celle-ci cependant ne pourra être qu'une expérience d'illustration. En effet, les expériences analogiques décrites plus haut ont permis de tester la cohérence interne du modèle logique. Par conséquent, un écart notable entre les résultats obtenus par des expériences effectuées sur des animaux et ceux prévus par les calculs va mettre en évidence l'inobservation, par ces populations animales, des conditions qui leur étaient théoriquement imposées.

Or, la principale cause de distorsion est la sélection; comme nous n'avons pas encore pu la traiter, et qu'elle s'avère être un sujet très complexe, il sera difficile d'interpréter ces distorsions autrement qu'en termes qualitatifs.

Il est cependant possible d'approcher au mieux ces conditions en utilisant le matériel de choix qu'est la Drosophile. C'est en effet un organisme dont on connaît un très grand nombre de mutants, dont chaque femelle et chaque mâle peut avoir beaucoup de descendants, et dont l'intervalle entre chaque génération ne dépasse pas une douzaine de jours à 25°C.

Le choix des souches a été effectué en deux étapes : on a d'abord sélectionné parmi l'ensemble des mutants inventoriés (Drosophila Information Service) ceux aisément disponibles, présentant les propriétés technologiques indispensables; ensuite on a vérifié qu'ils observaient nos conditions expérimentales.

Ces conditions expérimentales sont liées aux hypothèses de la théorie : il faut que les souches mutantes ne soient ni sélectionnées, ni contre sélectionnées, que la ségrégation des caractères soit bien mendélienne, qu'il n'y ait pas certaines formes d'homogamies dues pratiquement à l'établissement de barrières génétiques, et enfin que les différents couples aient une fécondité approximativement égale.

Une série de mesures préalables a permis de tester rapidement ces qualités.

Mais les souches doivent aussi posséder un certain nombre de propriétés technologiques : il faut pouvoir reconnaître le génotype des zygotes à partir de leur phénotype, de façon à mesurer tous les paramètres, donc les souches doivent porter un gène mutant semi-dominant dans le cas d'un seul couple d'allèles. Il faut aussi des phénotypes aisément identifiables, afin de diminuer les risques d'erreurs et la difficulté de lecture; les mutations difficiles à observer sont donc à proscrire.

Ayant trouvé et testé des souches répondant le plus complètement possible à ces exigences, les expériences décrites ci-après ont montré que :

- 1°. Ces études théoriques traitent des phénomènes concrets, puisqu'il est possible de réaliser matériellement une expérience biologique décrite par ces concepts.
- 2°. Les lois conjointes utilisées décrivent effectivement celles qui régissent la répartition des gènes de génération en génération, puisque les courbes expérimentales sont sensiblement voisines des courbes calculées théoriquement.

Nous pensons en outre que certaines expériences de génétique quantitative gagneraient, en temps et en argent, à être d'abord simulées à l'aide de populations de drosophiles ou d'animaux petits et à croissance rapide (rongeurs).

B. CHOIX DES SOUCHES.

Rappelons que nos souches doivent posséder certaines propriétés :

- absence de sélection.
- ségrégation mendélienne des caractères.
- absence d'homogamie ou de barrière génétique.
- égale fécondité de tous les types de couples.
- évidence du caractère muté.
- semi-dominance du gène qui agit sur ce caractère.

En réalité, ces différentes propriétés ne peuvent être testées simultanément. Pratiquement, la première recherchée est la semi-dominance. Or, la quasi totalité des gènes semi-dominants sont létaux à l'état homozygote. Deux cependant ne le sont pas. Le gène Bar Lyke Eyes (Ble) qui serait une translocation du locus Bar sur le chromosome III, dont le phénotype est celui de la femelle Bar, et le couple (brown, scarlet), (brown 75, scarlet) utilisé par P. BURI (1956).

Les premiers essais ont montré que le premier est très contre-sélectionné, il ne pouvait donc pas convenir.

Le laboratoire américain possédant en principe le gène brown 75 n'a pu nous faire parvenir la souche.

Une solution de rechange peut cependant être adoptée en faisant état de deux propriétés :

- le linkage total chez le mâle de la drosophile.
- la possibilité d'établir un système de notations, à l'intérieur duquel les mouches de même nom sont interchangeables.

En effet :

Considérons deux loci portés par un même chromosome, le premier porte le gène sauvage a^+ ou son allèle récessif a , le second le gène sauvage z^+ ou son allèle récessif z .

Partons de deux souches pures :

la première $\begin{array}{c} a \quad z^+ \\ | \quad | \\ | \quad | \\ a \quad z^+ \end{array}$ la seconde $\begin{array}{c} a^+ \quad z \\ | \quad | \\ | \quad | \\ a^+ \quad z \end{array}$ leurs phénotypes sont $[a]$

pour la première, $[z]$ pour la seconde.

Un hybride de ces deux souches a évidemment le génotype :

$\begin{array}{c} a \quad z^+ \\ | \quad | \\ | \quad | \\ a^+ \quad z \end{array}$ et le phénotype sauvage $[+]$

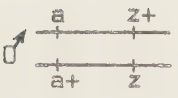
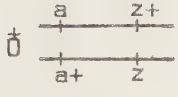
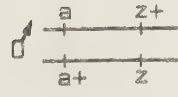
Appelons A un zygote de phénotype $[a]$, Z un zygote de phénotype $[z]$

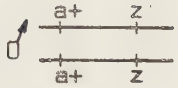
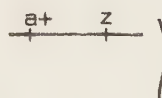
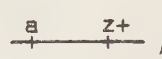
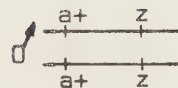
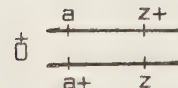
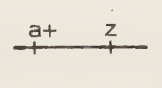
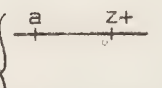
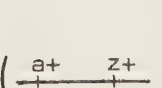
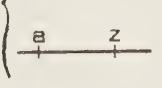
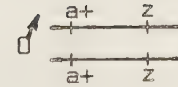
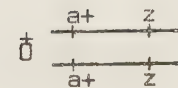
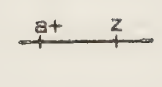
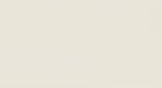
H un zygote de phénotype $[+]$.

Considérons maintenant les descendance possibles de différents types de couples, en l'absence totale de recombinaisons chez le mâle.

phénotype	nom	gamètes	descendants	phénotype	nom	probabilité
$\begin{array}{c} a \quad z^+ \\ \quad \\ \quad \\ a \quad z^+ \end{array}$	$[a]$	A $\begin{array}{c} a \quad z^+ \\ \quad \end{array}$	$\left\{ \begin{array}{c} a \quad z^+ \\ \quad \\ a \quad z^+ \end{array} \right.$	$[a]$	A	1
$\begin{array}{c} a \quad z^+ \\ \quad \\ \quad \\ a \quad z^+ \end{array}$	$[a]$	A $\begin{array}{c} a \quad z^+ \\ \quad \end{array}$				

phénotype	nom	gamètes	descendants	phénotype	nom	probabilité
 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$ $[a]$	A	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$	$[a]$	A $(1-p) \frac{1}{2}$	
	x		 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$	$[+]$	H $(1-p) \frac{1}{2}$	
		 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$	$[+]$	H $p \frac{1}{2}$	
		 $\begin{array}{c} a+ \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z \end{array}$	 $\begin{array}{c} a+ \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z \end{array}$	$[a]$	A $p \frac{1}{2}$	
 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$ $[a]$	A	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$	$[+]$	H	1
 $\begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$ $[z]$	Z	 $\begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$				
 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$ $[+]$	H	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a+ \quad z \end{array}$	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$	$[a]$	A	$\frac{1}{2}$
 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$ $[a]$	A	 $\begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$	 $\begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \\ a \quad z+ \end{array}$	$[+]$	H	$\frac{1}{2}$

phénotype	nom	gamètes	descendants	phénotype	nom	probabilité
σ 	[+]	$H \left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[a]	(A)	$(1-p) \frac{1}{4}$
			$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[+]	H	$(1-p) \frac{1}{4}$
			$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[+]	H	$(1-p) \frac{1}{4}$
		$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[z]	(A)	$(1-p) \frac{1}{4}$
σ 	[+]	$H \left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[+]	H	$p \frac{1}{4}$
			$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[a]	A	$p \frac{1}{4}$
			$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[+]	H	$p \frac{1}{4}$
			$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[z]	Z	$p \frac{1}{4}$
σ 	[+]	$H \left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a \quad z+ \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[+]	H	$\frac{1}{2}$
σ 	[z]	$Z \left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \\ \begin{array}{c} a+ \quad z \\ \quad \end{array} \end{array} \right.$	[z]	Z	$\frac{1}{2}$

phénotype	nom	gamètes	descendants	phénotype	nom	probabilité
 	[z] [a]	Z x A	 	[+]	H	1
 	[z] [+]	Z x H	   	[+] [z] [+] [z]	H Z H Z	$(1-p) \frac{1}{2}$ $(1-p) \frac{1}{2}$ $p \frac{1}{2}$ $p \frac{1}{2}$
 	[z] [z]	Z x Z	 	[z]	Z	1

Du fait du linkage absolu chez le mâle, on observe chez les descendants de chaque type de couple les proportions suivantes :

couple	descendants	proportions
$\sigma \times \bar{\sigma}$		
A x A	A	1
A x H	(A (H	1/2 1/2
A x Z	H	1
H x A	(A (H	1/2 1/2
H x H	(A (H (Z	1/4 1/2 1/4
H x Z	(H (Z	1/2 1/2
Z x A	H	1
Z x H	(H (Z	1/2 1/2
Z x Z	Z	1

C'est-à-dire que nous obtenons formellement exactement les proportions de MENDEL si l'on considère que A représente un homozygote A/A, H un hétérozygote A/Z et Z un homozygote Z/Z.

Cependant, il convient de bien remarquer que les zygotes de phénotype (+) nommés H, descendant d'un couple H x H, ont plusieurs génotypes possibles, les génotypes :

$$\begin{array}{c} a \quad Z+ \\ \hline + \quad + \\ \hline a+ \quad Z \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{c} a+ \quad Z \\ \hline + \quad + \\ \hline a+ \quad Z+ \end{array} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{c} a \quad Z+ \\ \hline + \quad + \\ \hline a+ \quad Z+ \end{array}$$

or, les zygotes de ces deux derniers génotypes n'entrent pas dans le cadre de nos tableaux. Il faut donc les remplacer par un zygote de même nom, mais de génotype :

$$\begin{array}{c} a \quad Z+ \\ \hline + \quad + \\ \hline a+ \quad Z \end{array}$$

Il faut donc considérer que des mouches de même nom sont interchangeables et, en particulier :

qu'une mouche $\begin{array}{c} a+ \quad Z \\ \hline + \quad + \\ \hline a+ \quad Z+ \end{array}$ (type H) peut être remplacée par une mouche $\begin{array}{c} a \quad Z+ \\ \hline + \quad + \\ \hline a+ \quad Z \end{array}$ (type H)

qu'une mouche $\begin{array}{c} a & z+ \\ \hline a+ & z+ \end{array}$ (type H) peut être remplacée par une mouche $\begin{array}{c} a & z+ \\ \hline a+ & z \end{array}$ (type H)

qu'une mouche $\begin{array}{c} a & z+ \\ \hline a & z \end{array}$ (type A) peut être remplacée par une mouche $\begin{array}{c} a & z+ \\ \hline a & z+ \end{array}$ (type A)

qu'une mouche $\begin{array}{c} a+ & z \\ \hline a+ & z \end{array}$ (type Z) peut être remplacée par une mouche $\begin{array}{c} a+ & z \\ \hline a+ & z \end{array}$ (type Z)

En effectuant ces remplacements de façon que les mouches reproductrices soient d'un type "normal", c'est-à-dire pures ou hétérozygotes de 1ère génération, nous retombons dans le tableau précédent.

Cette solution a l'avantage immense d'éviter de faire appel à un gène semi-dominant et à son allèle sauvage, et de permettre d'utiliser deux souches pures porteuses chacune d'un caractère récessif distinct gouverné par des gènes portés par le même chromosome.

Du fait du très grand nombre de mutations récessives connues chez la drosophile, il devient beaucoup plus facile de trouver deux souches qui observent nos autres conditions.

Deux groupes de mutations étaient immédiatement disponibles sur place : e-bony et scarlet, ou brown et cinnabar. Après quelques tests rapides, notre choix s'est fixé sur le couple brown-cinnabar, deux mutations affectant l'autosome II.

Ces deux mutations portent toutes deux sur la couleur des yeux. La souche brown ne synthétise plus un pigment rouge, l'oeil apparaît donc uniformément brun, la souche cinnabar ne synthétise plus un pigment brun, l'oeil est donc rouge vif, avec cependant deux taches brunes. L'hybride F_1 a des yeux de phénotype sauvage.

La meilleure séparation de ces 3 phénotypes se fait en lumière naturelle d'intensité moyenne. L'utilisation de filtres à l'éclairage ou dans l'oculaire ne facilite pas sensiblement l'observation.

C. INVENTAIRE DE SITUATIONS POUVANT ENTRAÎNER CERTAINES FORMES DE SÉLECTION ET SOLUTIONS ADOPTÉES POUR EN LIMITER LES EFFETS.

Tout un ensemble de causes naturelles ou artificielles peuvent entraîner certaines formes de sélection : quelques précautions suffisent à en limiter les effets.

Sélections à l'accouplement.

Les N_2 femelles sont divisées en deux lots séparés en vue de l'accouplement :

- le premier comporte N_1 mâles et $(1-\lambda)N_2$ femelles, tous tirés de la génération actuellement vivante (ou des bouteilles de fructification),
- le second comporte N_1' mâles exogènes purs A et λN_2 femelles tirées aussi de la génération actuelle.

Il est normal de considérer que si N_1 et N_1' sont très différents, ainsi que $(1-\lambda)N_2$ et λN_2 , les conditions de proximité et de densité de population se répercuteront sur la fréquence des accouplements, et que nous aurons deux lots inégalement féconds.

Cet écueil est très simplement évité en donnant à λ la valeur $\frac{1}{2}$ et en prenant $N_1 = N_1'$, de cette façon chaque lot comportera autant de mâles et autant de femelles.

Insuffisance des mâles.

Il est certain que si le nombre de mâles est insuffisant, toutes les femelles ne seront pas fécondées au moment de la ponte. Cette situation serait en contradiction avec les hypothèses selon lesquelles le nombre de reproducteurs est précis et certain, elle pourrait entraîner en outre certaines formes de sélections (les premières femelles disposées à l'accouplement étant les seules fécondées) ou d'homogamie (les mâles, en l'absence de compétition, pouvant choisir leur femelle à leur gré).

Ces phénomènes sont sûrement évités en posant $N_1 = N_2$; comme $\lambda = 1 - \lambda = 0,5$, dans chaque bouteille d'accouplement il y a deux fois plus de mâles que de femelles.

Courbe de ponte.

Il se peut que, selon leur génotype, les femelles commencent et finissent plus ou moins tôt de pondre; il se peut aussi que la ponte passe par un maximum à un moment variable selon le type de mouches considéré.

Une étude succincte de la cinétique de ponte à 25°C d'un certain nombre de femelles prises individuellement a conduit aux conclusions suivantes :

1. Il y a toujours une certaine proportion de tubes pollués quand le nombre des géniteurs est très bas. Les tubes pollués ne donnent que très peu de descendants.
2. Parmi les tubes non pollués, il y en a une certaine proportion dont les parents restent stériles, souvent par accident. La fécondité est certainement très affectée par les anesthésies à l'éther ou au froid, surtout juste après l'éclosion. Pour l'ensemble des tubes non pollués comptés, nous avons observé que la ponte commençait entre 48 et 96 heures après l'éclosion (les couples formés sont toujours faits avec des mouches très récemment écloses).

A partir du 4ème jour, la ponte est stable jusqu'au 8ème jour (ou en légère décroissance). Nous n'avons pas étudié l'évolution au-delà du 8ème jour. Le nombre moyen de descendants par jour se situe au voisinage de 16 mais il atteint parfois 35; un nombre de 25 et plus est souvent obtenu. Une proportion de tubes non négligeable ne contient que 2 ou 3 descendants par jour. Cela signifie qu'une femelle, dans de bonnes conditions (en particulier isolée avec 2 mâles) et en l'absence de facteurs accidentels incontrôlés, doit fournir entre 20 et 25 descendants par jour à 25°C, ceci dès la fin du 3ème jour.

Des moyennes significatives sont difficiles à établir, du fait du nombre de tubes pollués que l'on fait ou non entrer dans leur calcul. Cependant, de grandes différences entre nos souches ne sont pas apparues dans les cinétiques de pontes.

3. Certaines manipulations, en particulier endormir les géniteurs à l'éther ou au froid pour séparer les mâles et les femelles avant de réunir les deux lots, perturbent beaucoup la ponte : des femelles meurent, d'autres se mouillent, beaucoup attendent un délai avant de reprendre la ponte.

Il a donc fallu renoncer à séparer les mâles et les femelles au moment de la ponte; les deux lots, après quatre jours de copulation dans des tubes distincts, ont été simplement réunis dans une même bouteille pour une ponte de 24 heures. De nouveaux types d'accouplements entre zygotes de deux lots initialement séparés sont alors possibles. Ils sont décrits par de nouvelles lois de récurrence ayant même forme générale que les anciennes (voir Annexe IV). Dans les conditions de l'expérience ($N_1 = N_2$, $\lambda = 0,5$), le nouveau système d'équations et l'ancien sont strictement identiques, c'est-à-dire que les descendants issus d'accouplements réalisés entre zygotes des deux lots apparaîtront théoriquement selon les mêmes lois que ceux conçus durant la période de copulation en lots séparés.

Les solutions formelles du nouveau système sont les suivantes :

$$F_1(n+1) = (1 - \lambda) \phi_1(n) + \lambda p(n)$$

$$F_2(n+1) = (1 - \lambda) \phi_2(n) + \lambda q(n)$$

$$F_3(n+1) = (1 - \lambda) \phi_3(n)$$

$$\phi_1(n+1) = A_1 (1 + F_1(n)) + B_1 \phi_1(n) + C_1 p(n) + D_1$$

$$\phi_2(n+1) = A_1 F_2(n) + B_1 \phi_2(n) + C_1 q(n)$$

$$\phi_3(n+1) = A_1 F_3(n) + B_1 \phi_3(n)$$

$$p(n+1) = \frac{\lambda}{2} + (1 - \frac{\lambda}{2}) p(n); \quad q(n+1) = (1 - \frac{\lambda}{2}) q(n)$$

avec :

$$\begin{aligned}
 A_1 &= \frac{(1-\lambda)^2}{2N} + \frac{(1-\frac{\lambda}{2})}{4N_2} & \text{tandis que} & & A &= \frac{(1-\lambda)^2}{2N'} + \frac{\lambda}{8N_2} \\
 B_1 &= (1-\frac{\lambda}{2})^2 - 2A_1 & & & B &= (1-\frac{\lambda}{2})^2 - 2A \\
 C_1 &= \lambda(1-\frac{\lambda}{2}) & & & C &= \lambda(1-\frac{\lambda}{2}) \\
 D_1 &= \frac{\lambda^2}{4} & & & D &= \frac{\lambda^2}{4} \\
 \frac{1}{N} &= \frac{1}{4} (\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}) & & & \frac{1}{N'} &= \frac{1}{4} (\frac{1}{N_1} + \frac{1}{(1-\lambda)N_2})
 \end{aligned}$$

Or, si $\lambda = 1 - \lambda = 0,5$ et $N_1 = N_2$, on obtient :

$$\begin{aligned}
 \frac{1}{N} &= \frac{1}{2N_1} & \text{et} & & A_1 &= \frac{0,25}{4N_1} + \frac{0,5 \times 0,75}{4N_1} = \frac{1,25}{8N_1} \\
 \frac{1}{N'} &= \frac{3}{4N_1} & \text{et} & & A &= \frac{0,25 \times 3}{8N_1} + \frac{0,5}{8N_1} = \frac{1,25}{8N_1}
 \end{aligned}$$

donc, dans ce cas particulier ($N_1 = N_2$, $\lambda = 0,5$) :

$$A = A_1, \quad B = B_1, \quad C = C_1 \quad \text{et} \quad D = D_1$$

C'est-à-dire que nos équations stochastiques sont numériquement identiques. Les conditions initiales étant également les mêmes, théoriquement, que l'on répartisse les femelles en deux lots séparés pour l'accouplement, ou que l'on mette ensemble dans une même bouteille les N_1 mâles de P, les N_1' mâles purs A/A de P' et les N_1 femelles de P, on devrait aboutir au même résultat pour la population.

Si bien qu'il n'y a aucun inconvénient, au moment de la ponte, à réunir la totalité des deux lots dans la bouteille de ponte.

Mais il y a tout avantage, pour les quatre jours d'accouplement, à séparer les femelles en deux lots distincts, car si par hasard existait une compétition sélective entre les mâles, certains risqueraient d'être systématiquement désavantagés.

4. Admettant que le nombre de géniteurs ne doit pas être trop faible dans chaque bouteille, le milieu inutilisé ayant tendance à se corrompre à 25°C, ni trop élevé afin d'éviter la compétition larvaire, le nombre de femelles a été limité à 10, donc d'après les conclusions précédentes :

$$N_1 = N'_1 = N_2 = 10$$

5. Enfin, la probabilité qu'une femelle ne pondre pas, soit par mort, soit par stérilité est loin d'être négligeable.

La mouche peut soit mourir juste après le dépôt dans la bouteille d'accouplement (on peut alors la remplacer aussitôt), soit plus de 48 h, après cet instant il est alors trop tard pour la remplacer.

Il peut aussi arriver que certaines s'échappent au moment du transvasement de la bouteille d'accouplement à la bouteille de ponte.

Au moment de ce transvasement, il arrive assez fréquemment qu'une mouche se colle dans le milieu et crève.

Il arrive aussi qu'elles crèvent durant la ponte.

Enfin, certaines demeurent stériles.

C'est-à-dire qu'une mouche normale pond en moyenne un certain nombre m d'oeufs qui arriveront à maturité, avec un certain écart type σ_1 .

Si dix femelles normales pondent normalement, on aura en moyenne 10m descendants, avec un écart type σ_{10} . Mais cet événement n'est pas certain.

Il se peut que seulement 9, 8, ou moins de femelles encore pondent, alors le nombre probable de descendants sera 9m ou 8m ou moins, avec des écarts types notés σ_9 ou σ_8 .

Conséquence : la distribution du nombre de descendants par bouteille de 10 ponduses ne sera pas du tout symétrique.

Il est donc pratiquement sûr, si une bouteille compte moins de 7m descendants pour 10 ponduses, que toutes les femelles n'ont pas pondu, donc qu'il s'est passé un phénomène annexe incontrôlé, qui a perturbé l'expérience.

Etant donné qu'on obtient jusqu'à 280 descendants pour 10 ponduses en 24 heures, on doit admettre qu'une bouteille qui a fourni moins de 140 descendants a été le siège d'un incident. On ne peut alors en tirer aucun résultat valable.

Afin de pouvoir réaliser quand même l'expérience, il suffit de faire 3 exemplaires identiques de chaque population à toutes les générations, et de garder seulement les résultats de celui qui a donné le plus grand nombre de descendants. On réunit ainsi les conditions qui assurent le maximum de chances de rester dans le cadre des hypothèses de l'expérience.

6. Les souches choisies, brown et cinnabar, sont assurément peu sélectionnées.

Il importe cependant de mesurer cette sélection. Comme elle dépend des conditions de milieu, il convient de la mesurer dans des conditions qui approchent au mieux celles de l'expérience. Il faut donc maintenant les préciser exactement, de façon à savoir comment effectuer les mesures de sélection.

D. MATERIEL ET METHODES.

Milieu DAVID (maïs + moldex + levure + agar-agar) le plus frais possible. Les accouplements se font dans des tubes, la ponte dans des bouteilles.

Souches : Brown : Chromosome II (100,7)

Cinnabar : Chromosome II (57,5)

Température : 25° - hygrométrie 30.

La souche initiale, notée Z est la souche cinnabar. On remplace le fragment de chromosome (cn+) par son homologue (+bw).

1. Bouteilles de fabrication de zygotes d'un génotype défini (A, H et Z).

On isole dix fois 10 jeunes vierges bw , cinq fois 20 jeunes mâles bw , dix fois 20 jeunes mâles cn et cinq fois 10 jeunes vierges cn.

On constitue ainsi cinq bouteilles comportant 20 mâles bw et 10 femelles bw , qui donneront les zygotes A (bw purs), cinq bouteilles comportant 20 mâles cn et 10 femelles bw , qui donneront les zygotes H, et cinq bouteilles comportant 20 mâles cn et 10 femelles cn qui donneront les zygotes Z (cn purs).

On repique ces bouteilles tous les deux jours au minimum; l'éclosion survient 9 jours après la ponte. On s'arrange pour disposer ainsi à tout moment d'un nombre suffisant de jeunes vierges ou de jeunes mâles. Dès que les géniteurs commencent à vieillir, on les renouvelle.

2. Constitution de la première génération zygotique utile.

Puisque $N_1 = N_2 = N'_1 = 10$ et que $\lambda = 0,5$, la première génération zygotique utile doit comporter les deux lots suivants :

- un lot de 10 mâles Z et de 5 femelles Z s'accouplant panmictiquement, et
- un lot de 10 mâles A et de 5 femelles Z.

Afin de compenser d'éventuelles pertes, nous faisons 3 exemplaires de chacun de ces lots, c'est-à-dire que, dans trois tubes différents, nous déposons 10 jeunes mâles Z (cn purs) et 5 femelles vierges Z, et dans trois autres tubes 10 jeunes mâles A (bw purs) et 5 femelles vierges Z. Ces mouches sont tirées des "bouteilles de fabrication de zygotes" arrivées à éclosion.

Pour débarrasser les animaux des germes dont ils pourraient être porteurs, nous les changeons de tubes après 48 h. Puis, encore 48 h après, nous vidons dans trois bouteilles distinctes le contenu d'un tube de chaque sorte, afin que les femelles pondent. Nous les laissons pondre 24 à 25 h, puis nous les extrayons des bouteilles et nous les comptons aussitôt. Nous ne conservons que les bouteilles dans lesquelles nous retrouvons effectivement 10 femelles et 20 mâles vivants.

3. Comptage et numérotation des descendants.

A la fin du 8ème jour après la ponte éclosent les premières mouches.

On compte toutes celles apparues 24 h après le début de l'éclosion, puis 24 h encore après celles qui sont écloses avec retard.

On compte aussi celles qui se sont collées aux parois ou dans le milieu, à condition de pouvoir reconnaître leur phénotype.

On compte séparément mâles et femelles de chaque génotype.

On garde seulement le résultat de la bouteille ayant eu le plus de descendants. Cette bouteille comportait d'après les comptages l_1 femelles A, m_1 femelles H et n_1 femelles Z, l_2 mâles A, m_2 mâles H et n_2 mâles Z.

A la première génération, $l_1 = l_2 = 0$ évidemment, pour une autre, on aura par exemple :

$$l_1 = 35, \quad m_1 = 64, \quad n_1 = 20$$

$$\text{et } l_2 = 38, \quad m_2 = 70, \quad n_2 = 16.$$

On numérote alors les femelles A de 1 à 35, les H de 36 à 99, et les Z de 100 à 119, puis les mâles A de 1 à 38, les H de 39 à 108, et les Z de 109 à 124.

4. Choix des descendants devant constituer la nouvelle génération zygotique utile.

Parmi ces descendants, 10 mâles et 10 femelles devront constituer les nouveaux géniteurs. Les 5 premières femelles choisies seront accouplées aux 10 mâles choisis, tandis que les 5 dernières seront accouplées à des mâles A purs (bw). Ici encore, pour choisir ces géniteurs, utilisons les tables de FISHER.

Si $l_i + m_i + n_i \leq 100$, on prend des nombres de 2 chiffres pour effectuer ce choix, sinon on prend des nombres de 3 chiffres ($i = 1$ ou 2). De toute façon $l_i + m_i + n_i \leq 200$. Donc si nous devons prendre des nombres de 3 chiffres, nous assimilerons toujours le premier (celui des centaines) à 0 s'il est pair et à 1 s'il est impair, ainsi les tables ne nous donneront que des nombres compris entre zéro et 200.

On choisit d'abord les mâles, puis les femelles

Si les tables donnent un nombre compris entre 1 et l_i , le zygote sera A, si ce nombre est compris entre $l_i + 1$ et $l_i + m_i$, le zygote sera H, et si ce nombre est compris entre $l_i + m_i + 1$ et $l_i + m_i + n_i$ le zygote sera A.

On saute les nombres n'appartenant pas à ces 3 groupes.

Si on tombe une 2ème fois sur le même nombre, on saute le second.

Exemple : choix des femelles dans le cas indiqué ci-dessus

Si la table nous donne un nombre compris entre 001 et 035 la femelle sera A, si ce nombre est compris entre 036 et 099, elle sera H, si ce nombre est compris entre 100 et 119 elle sera Z. Si enfin, on tombe sur un nombre compris entre 120 et 200 (noté 000 sur la table), on le saute.

Nous tirons donc 10 mâles particuliers, et deux fois 5 femelles. Au lieu de prendre ces mâles et ces femelles comme géniteurs, nous les remplaçons alors par des mâles et des femelles de même type, fraîchement éclos dans les "bouteilles de fabrication de zygotes", et encore vierges.

Nous constituons donc, comme pour la 1ère génération, et ceci à nouveau en trois exemplaires : un lot de 10 mâles et 5 femelles choisis comme nous venons de l'indiquer, et un autre comportant 10 mâles A et les 5 dernières femelles choisies, ceci en vue des accouplements.

5. Constitution de la génération zygotique utile suivante.

Chaque lot est déposé dans un tube, il y a donc 3 fois deux types de tubes : la nouvelle génération zygotique utile est alors constituée.

On laisse ces mouches s'accoupler.

Au bout de 48 h, on les change de tubes afin de débarrasser les animaux des germes dont ils pourraient être porteurs. Puis encore 48 h après, on vide dans trois bouteilles distinctes le contenu d'un tube de chaque sorte afin que les femelles maintenant fécondées pondent.

On les laisse pondre 24 à 25 h, puis on les extrait des bouteilles et on les compte aussitôt. Seules sont conservées les bouteilles dont sont effectivement extraits 10 femelles et 20 mâles vivants.

Nous nous retrouvons alors au paragraphe 3, il suffit de reprendre le cycle et de le répéter autant de fois qu'il est nécessaire.

Ainsi est défini le protocole permettant de passer d'une génération à la suivante.

On voit ici qu'il est absolument nécessaire d'avoir constamment des "bouteilles de fabrication de zygotes" en nombre suffisant, afin de disposer au moment voulu d'assez de vierges et de jeunes mâles.

Dix expériences indépendantes ont été réalisées parallèlement afin d'avoir des résultats relativement précis.

E. COMPTAGES PREALABLES.

Ayant défini le processus expérimental, il reste donc à vérifier avant de commencer l'expérience si les hypothèses imposées par le modèle sont bien observées dans ces conditions de travail.

La condition fondamentale est l'absence de sélection. Or, celle-ci peut s'opérer à plusieurs niveaux : elle peut porter sur les gamètes ou sur les zygotes, ou même sur les types de couples. Selon les cas, elle s'exprimera soit par une ségrégation non vraiment mendélienne des caractères, soit par une diminution du nombre total de descendants d'un type de couple, soit par la réunion de ces deux effets.

Par conséquent, pour mettre en évidence une sélection quelconque, il faut compter la descendance moyenne de tous les types de couples et voir les proportions de chaque type de descendants.

Pour cela, on réalise dans des conditions identiques à celles de l'expérience tous les types de croisements possibles à partir des 3 génotypes, c'est-à-dire :

$$\begin{array}{lll}
 \sigma^{\uparrow} A \times \bar{\sigma} A & \sigma^{\uparrow} H \times \bar{\sigma} A & \sigma^{\uparrow} Z \times \bar{\sigma} A \\
 \sigma^{\uparrow} A \times \bar{\sigma} H & \sigma^{\uparrow} H \times \bar{\sigma} H & \sigma^{\uparrow} Z \times \bar{\sigma} H \\
 \sigma^{\uparrow} A \times \bar{\sigma} Z & \sigma^{\uparrow} H \times \bar{\sigma} Z & \sigma^{\uparrow} Z \times \bar{\sigma} Z
 \end{array}$$

en prenant comme fécondité de référence celle des accouplements :

$$\sigma^{\uparrow} bw \times \bar{\sigma} bw, \quad \text{soit} \quad \sigma^{\uparrow} A \times \bar{\sigma} A$$

et comme fécondité auxiliaire de référence celle des accouplements :

$$\sigma^{\uparrow} cn \times \bar{\sigma} cn, \quad \text{soit} \quad \sigma^{\uparrow} Z \times \bar{\sigma} Z$$

Le premier paramètre à mesurer est donc la fécondité du deuxième type d'accouplement par rapport au premier. Pour cela, nous prenons 10 mâles bw et 5 femelles bw que nous laissons copuler 4 jours dans des tubes (en changeant le tube au bout de 2 jours de copulation); parallèlement, nous effectuons les mêmes opérations avec 10 mâles cn et 5 femelles cn (vierges évidemment).

A la fin des 4 jours, nous vidons les deux tubes dans une même bouteille de ponte. et nous laissons les femelles pondre 24 h. Au bout de ce délai, nous extrayons la totalité des géniteurs pour nous assurer qu'aucun n'est mort.

Cette expérience a été répétée huit fois.

Quand on compte l'ensemble des descendants, à chaque expérience presque tous sont bw purs, ou cn purs, donc durant les 24 heures de ponte, très peu d'accouplements nouveaux sont fructueux. Il apparaît cependant dans presque toutes les bouteilles un petit nombre de descendants de phénotype sauvage. Leur nombre moyen permet d'estimer quelle proportion des descendants de chaque bouteille est issue d'accouplements effectués durant la période de ponte et, par conséquent, de corriger les résultats des autres comptages préalables à partir de cette donnée.

Dans les 8 expériences "normales" destinées à tester la fécondité moyenne des couples Z x Z (cn x cn) rapportée à celles des couples A x A (bw x bw), la répartition moyenne des descendants est la suivante :

mâles :	48,75 A ;	7,13 H ;	50,25 Z	soit un total de	106,13
femelles :	44,00 A ;	5,87 H ;	52,25 Z	soit un total de	102,12
Total	92,75 A ;	13,00 H ;	102,50 Z	soit un total de	208,25

donc la proportion de $\frac{7,13}{106,13} = 6,7 \%$ de mâles provient d'accouplements tardifs réalisés au moment de la ponte entre mâles Z et femelles A, ou entre mâles A et femelles Z. Ces accouplements n'auraient pas dû avoir lieu, ils ont engendré des hybrides H, qui "normalement" auraient dû être soit Z, soit A. En considérant qu'ils proviennent en proportions égales de ces deux types d'accouplements, nous devons diminuer le nombre d'hétérozygotes de 6,7 % du nombre total des mâles décomptés soit de 7,13 mâles H, et au contraire augmenter les deux types purs (A et Z) de 3,35 % ($2 \times 3,35 = 6,7$) de ce nombre soit les augmenter chacun de 3,56. Les nombres corrigés sont donc pour les mâles (taux 6,7 %) :

$48,75 + 3,56 = 52,31$ A ; $7,13 - 7,13 = 0$ H ; $50,25 + 3,56 = 53,81$ Z.

En faisant le même calcul pour les femelles on trouve (taux 5,75 %) :

$44,00 + 2,93 = 46,93$ A ; $5,87 - 5,87 = 0$ H ; $52,25 + 2,93 = 55,18$ Z.

Enfin pour l'ensemble des descendants (taux 6,25 %) :

$92,75 + 6,50 = 99,25$ A ; $13 - 13 = 0$ H ; $102,50 + 6,50 = 109,00$ Z.

On observe en outre que les bouteilles, dans lesquelles le nombre de descendants est très inférieur aux "normes" fixées (moins de 150 descendants en particulier), comptent proportionnellement beaucoup plus de zygotes de

phénotype sauvage. Cela signifie que dans ces bouteilles une cause quelconque a sans doute retardé les accouplements, donc qu'un phénomène annexe et non défini est survenu. Cette observation confirme qu'il faut se méfier de bouteilles comptant peu de descendants (moins de 150).

La fécondité relative des accouplements $\sigma^{cn} \times \bar{\sigma}^{cn}$ a été définie par trois paramètres :

σ_1 le rapport du nombre total de mâles cn comptés au nombre total de mâles bw
 σ_2 " " " femelles cn comptées " " femelles bw
 σ " " " zygotes cn comptés " " zygotes bw

Nous trouvons $\sigma_1 = 1,03$; $\sigma_2 = 1,17$ et $\sigma = 1,10$.

Ensuite, il faut tester la fécondité moyenne de tous les types d'accouplements en la rapportant à celle des accouplements $\sigma^{bw} \times \bar{\sigma}^{bw}$, soit directement quand cela est possible, soit en prenant pour référence les accouplements $\sigma^{cn} \times \bar{\sigma}^{cn}$.

On détermine ainsi dans les mêmes conditions (10 mâles et 5 femelles, réunis à 10 mâles et 5 femelles de référence pour la ponte) la fécondité relative des accouplements suivants :

accouplement étudié
mâles femelles

A x H
H x A
A x Z
Z x A
H x Z
Z x H

accouplement de référence
mâles femelles

Z x Z
Z x Z
A x A
A x A
A x A
A x A

On rappelle qu'un zygote A est représenté par une mouche bw pure, un zygote H par un hétérozygote issu d'un mâle cn et d'une femelle bw , et un zygote Z par une mouche cn pure.

Pour chaque type de bouteille nous comptons le nombre de descendants de chaque génotype.

Il faut corriger ce nombre en tenant compte des accouplements réalisés durant la ponte, dont les fruits modifient les résultats. On considère que la proportion de ces descendants est la même pour tous les types de couples, donc égale à celle trouvée dans le premier cas (couples mâles-femelles bw réunis à des couples mâles-femelles cn).

Pratiquement, si en moyenne 6,7 % des descendants mâles proviennent d'accouplements réalisés au moment normalement réservé à la ponte, entre parents venant des deux lots distincts, l'un du lot des couples en testage, l'autre du lot des couples de référence, ils faussent les résultats.

Le principe de la correction est le suivant : il consiste à déterminer quels nouveaux types de couples peuvent se constituer au moment de la ponte. On considère alors que 6,7 % des mâles en proviennent. En admettant que les lois de Mendel sont vérifiées au 1er ordre, on cherche alors quelles quantités des trois types de descendants ceux-ci vont fournir. On retranche ces quantités des résultats trouvés. Inversement, on cherche quelles quantités des trois types de descendants des accouplements normaux auraient fournies, et on les ajoute aux résultats précédents.

Exemple :

Accouplements testés $H \times Z$; accouplements témoins $A \times A$.

Accouplements normaux $H \times A$ et $A \times Z$ en proportions égales.

Les accouplements normaux : $H \times A$ donnent 50 % de H et 50 % de A.
 $A \times Z$ donnent 100 % de H.

Il y a donc $\frac{(50+100) \times 6,7}{100 \times 2}$ mâles H provenant d'accouplements tardifs soit 5,02 %

$\frac{50 \times 6,7}{100 \times 2}$ mâles A provenant d'accouplements tardifs soit 1,67 %

Inversement les accouplements $H \times Z$ auraient donné 50 % de H et 50 % de Z.
 $A \times A$ auraient donné 100 % de A.

Il faut donc ajouter : $\frac{100 \times 6,7}{100 \times 2}$ mâles A soit 3,35 %

$\frac{50 \times 6,7}{100 \times 2}$ mâles H soit 1,67 % et

$\frac{50 \times 6,7}{100 \times 2}$ mâles Z soit 1,67 %

Nous devons donc ajouter algébriquement aux mâles A + 1,67 % de l'ensemble des mâles comptés, aux mâles H - 3,35 % et aux mâles Z + 1,67 %.

Il y avait en moyenne 53,40 mâles A, 29,80 mâles H et 28,60 mâles Z, soit en tout 111,80 mâles; il faut donc ajouter algébriquement + 1,87 A, - 3,75 H et + 1,87 Z aux valeurs trouvées.

Les valeurs corrigées sur lesquelles nous effectuons les calculs sont alors 55,27 A, 26,05 H et 30,47 Z.

Pour les femelles, on remplace partout 6,7 % par 5,75 %.

Ces comptages préalables ont permis d'évaluer la fécondité moyenne de tous les types d'accouplements indiqués ci-dessus rapportée à celle des accouplements entre mouches bw, (Tableaux pages 101, 102, 103).

Nous pouvons voir que cette fécondité relative est presque toujours comprise entre 0,87 et 1,14, donc que tous ces couples sont à peu près également féconds. Nous ne pouvons pas tirer d'information beaucoup plus précise de tels comptages en raison du petit nombre d'expériences réalisées.

Tout juste peut-on noter certaines "tendances" : dans tous les accouplements effectués qui engendrent des descendants Z, sauf dans l'accouplement Z x H, où la valeur minimale de $\overline{O}$ est 0,98, le taux de descendants Z est supérieur à 1, il atteint 1,17 (moyenne 1,07). Au contraire, le taux de descendants H, variable de 0,81 à 1,04, est en moyenne inférieur à 1 (environ 0,94).

Par conséquent, s'il y a sélection, celle-ci s'applique surtout aux zygotes; les zygotes Z semblent en général favorisés, les zygotes H ne sont en moyenne pas sélectionnés.

La fécondité relative des couples H x H n'a pas été déterminée puisqu'on ne pouvait mettre de couples de référence.

La mesure des proportions des trois sortes de descendants de tels types de couples montre qu'elles sont très voisines des proportions de MENDEL.

Sachant maintenant que la sélection, si elle existe, demeurera faible et ne perturbera pas notablement les expériences, en supposant enfin qu'il n'y a pas d'homogamie ni de barrières génétiques, il est légitime de réaliser l'expérience décrite plus haut. Nous pouvons en effet espérer que les hypothèses expérimentales seront relativement bien respectées.

F. RESULTATS.

L'évolution sur cinq générations des 10 populations soumises à ces lois d'accouplement, dans les conditions décrites aux paragraphes précédents, est résumée dans les tableaux suivants, (pages 104 à 110).

Leur évolution moyenne, représentée graphiquement en séparant mâles et femelles, ne s'écarte pas de plus de 10 % de l'évolution moyenne probable représentée en pointillé. On remarque cependant que certains points se trouvent en dehors de l'intervalle de confiance tel qu'il est défini dans la discussion.

Cet écart peut être imputé à une certaine sélection résiduelle, à la difficulté à maintenir des conditions expérimentales rigoureusement homogènes, et éventuellement à la stérilité de certains géniteurs.

Note explicative des tableaux des pages 101, 102, 103.

On a compté 4.838 mâles issus de 440 femelles
 4.662 femelles issues de 440 femelles
 en tout 9.500 zygotes issus de 440 femelles

soit 54,98 mâles pour 5 femelles ou 11,00 mâles par femelle
 52,98 femelles pour 5 femelles ou 10,60 femelles par femelle
 en tout 107,96 zygotes pour 5 femelles ou 21,60 zygotes par femelle
 (ensemble des comptages préalables).

On a compté 4.358 mâles issus de 400 femelles
 4.294 femelles issues de 400 femelles
 en tout 8.652 zygotes issus de 400 femelles

soit 54,50 mâles pour 5 femelles ou 10,90 mâles par femelle
 53,65 femelles pour 5 femelles ou 10,73 femelles par femelle
 en tout 108,15 zygotes pour 5 femelles ou 21,63 zygotes par femelle.

La 1ère colonne indique le type du couple testé, la seconde le couple de référence, la colonne n le nombre d'expériences réalisées. La colonne g indique le type des zygotes auxquels les résultats correspondent. Dans les colonnes m et σ sont inscrites les moyennes et écarts quadratiques moyens trouvés. Dans les colonnes c sont indiquées, en pourcentage du nombre total de zygotes du sexe donné, les corrections à apporter aux moyennes, et dans les colonnes C les corrections elles-mêmes. Dans les colonnes m_c sont inscrites les moyennes corrigées et dans les colonnes λ les taux de fécondité des différents couples, rapportés à la fécondité des couples AxA . C'est-à-dire que si on prend comme moyenne de référence le nombre moyen corrigé de descendants de 10 mâles A accouplés à 5 femelles A , soit 52,31 mâles et 46,93 femelles, le nombre probable de descendants de 10 mâles K accouplés à 5 femelles L ($K = A$ ou H ou Z , $L = A$ ou H ou Z) sera 52,31 mâles ou 46,93 femelles, multiplié par le coefficient de MENDEL ($1/4$, $1/2$, ou 1) lui-même multiplié par le λ correspondant au type d'accouplement et au type du descendant.

$\sigma' \times \sigma'$	$\sigma' \times \sigma'$	n	g	m	σ'	c	C	m_c	λ (mâles)
Z x Z	A x A	8	A	48,75	14,2	+ 3,35	+ 3,56	52,31	1,00
			H	7,13	3,18	- 6,7	- 7,13	0,00	
			Z	50,25	11,8	+ 3,35	+ 3,56	53,81	1,03
H x Z	A x A	5	A	53,40	7,12	+ 1,67	1,87	55,27	1,00
			H	29,80	3,66	- 3,35	- 3,74	26,06	0,94
			Z	28,60	3,14	+ 1,67	1,87	30,47	1,10
Z x H	A x A	6	A	49,33	6,42	1,67	1,68	51,01	1,00
			H	27,00	3,22	- 3,35	- 3,36	23,64	0,93
			Z	23,83	4,14	1,67	1,68	25,51	1,00
Z x A	A x A	5	A	57,40	7,31	0	0	57,40	1,00
			H	48,60	3,13	0	0	48,60	0,85
A x Z	A x A	10	A	64,30	14,01	0	0	64,30	1,00
			H	65,20	10,08	0	0	65,20	1,01
A x H	Z x Z	5	A	25,40	2,33	1,67	1,75	27,15	1,02
			H	26,40	3,38	- 3,35	- 3,50	22,90	0,86
			Z	53,00	4,56	1,67	1,75	54,75	1,03
H x A	Z x Z	5	A	21,20	7,08	1,67	1,61	22,81	0,89
			H	23,80	6,17	- 3,35	- 3,22	20,58	0,81
			Z	51,00	6,00	1,67	1,61	52,61	1,03

$\sigma \times \sigma$	$\sigma \times \sigma$	n	g	m	σ^*	c	C	m_c	λ (femelles)
Z x Z	A x A	8	A	44,00	12,7	+ 2,87	+ 2,93	46,93	1,00
			H	5,87	2,42	- 5,75	- 5,87	0,00	
			Z	52,25	11,3	+ 2,87	+ 2,93	55,18	1,17
H x Z	A x A	5	A	47,60	7,49	1,44	1,48	49,08	1,00
			H	28,60	3,20	- 2,97	- 2,96	25,64	1,04
			Z	27,00	4,86	1,44	1,48	28,48	1,16
Z x H	A x A	6	A	48,00	7,16	1,44	1,37	49,37	1,00
			H	24,17	4,67	- 2,87	- 2,73	21,34	0,87
			Z	22,83	2,54	1,44	1,37	24,20	0,98
Z x A	A x A	5	A	54,20	6,99	0	0	54,20	1,00
			H	48,20	4,95	0	0	48,20	0,89
A x Z	A x A	10	A	51,20	13,28	0	0	61,20	1,00
			H	62,40	10,37	0	0	62,40	1,02
A x H	Z x Z	5	A	24,20	1,40	1,44	1,55	25,75	1,05
			H	27,60	3,57	- 2,87	- 3,10	24,50	1,00
			Z	56,20	8,97	1,44	1,55	57,75	1,17
H x A	Z x Z	5	A	21,00	5,83	1,44	1,35	22,35	1,05
			H	24,80	4,16	- 2,87	- 2,70	22,10	1,00
			Z	48,40	6,24	1,44	1,35	49,75	1,17

$\sigma \times \sigma$	$\sigma \times \sigma$	n	g	σ	m_c	λ (moyen)
Z x Z	A x A	8	A	26,6	99,24	1,00
			H	5,36	0	
			Z	22,00	108,99	1,10
H x Z	A x A	5	A	13,60	104,35	1,00
			H	6,37	51,70	0,99
			Z	6,86	58,95	1,14
Z x H	A x A	6	A	13,13	100,38	1,00
			H	7,62	44,98	0,90
			Z	6,42	49,71	0,99
Z x A	A x A	5	A	13,80	111,60	1,00
			H	7,52	96,80	0,87
A x Z	A x A	10	A	26,30	125,50	1,00
			H	17,96	127,60	1,02
A x H	Z x Z	5	A	4,31	52,90	1,03
			H	5,76	47,40	0,93
			Z	11,66	112,50	1,10
H x A	Z x Z	5	A	12,76	45,16	0,97
			H	9,91	42,68	0,92
			Z	11,53	102,36	1,10

R E S U L T A T S

1ère POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2e G.	2e G.Z.U.				3e G.	3e G.Z.U.			
Sexes		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	6	9	0	3
H		0	0	0	0	73	66	5	2	0	2	56	80	5	0
Z (cn)		10	5	0	5	66	67	5	3	0	3	42	42	5	2

Génération		4e G.				4e G.Z.U.				5e G.	5e G.Z.U.				6e G.
Sexes		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
A (bw)		19	22	4	0	10	1	43	33	4	3	10	2	70	58
H		58	62	4	5	0	3	59	66	6	2	0	3	32	32
Z (cn)		17	28	2	0	0	1	6	12	0	0	0	0	1	4

2ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2e G.	2e G.Z.U.				3e G.	3e G.Z.U.			
Sexes		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	11	16	0	0
H		0	0	0	0	52	49	5	2	0	2	67	78	8	4
Z (cn)		10	5	0	5	56	49	5	3	0	3	24	16	2	1

Génération		4e G.				4e G.Z.U.				5e G.	5e G.Z.U.				6e G.
Sexes		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
A (bw)		17	18	0	1	10	1	33	29	4	2	10	2	50	47
H		57	50	6	4	0	4	39	35	6	3	0	3	32	33
Z (cn)		19	14	4	0	0	0	8	7	0	0	0	0	14	9

A : bw ; Z : cn.

REMARQUE :

- La k^{ème} génération (G) se compose d'un certain nombre de mâles et de femelles des 3 génotypes A, H ou Z, comptés à l'éclosion.
- De cette k^{ème} génération, on tire la k^{ème} Génération Zygotique Utile (G.Z.U.) grâce à la table de nombre au hasard. Elle se divise en deux lots : un 1er lot de 10 mâles et 5 femelles tirés au hasard parmi les mâles et les femelles de la k^{ème} génération, et un 2ème lot de 10 mâles A accouplés à 5 femelles tirées au hasard de la k^{ème} génération. Cette k^{ème} G.Z.U. engendre la (k + 1)^{ème} génération.

3ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	4	1	0	0	10	0
H		0	0	0	0	45	53	5	2	0	0	57	62	4	4	0	3
Z (cn)		10	5	0	5	51	65	5	3	0	5	46	43	6	1	0	2

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀
A (bw)	25	21	3	1	10	2	37	39	3	1	10	4	45	44
H	47	38	5	3	0	3	40	33	6	1	0	1	40	36
Z (cn)	23	19	2	1	0	0	8	15	1	3	0	0	13	19

4ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	21	17	1	0	10	1
H		0	0	0	0	93	86	4	4	0	2	85	105	8	4	0	4
Z (cn)		10	5	0	5	59	84	6	1	0	3	28	25	1	1	0	0

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀
A (bw)	28	34	2	2	10	1	51	48	4	2	10	2	60	57
H	60	60	6	3	0	3	53	49	5	3	0	2	45	50
Z (cn)	28	26	2	0	0	1	9	3	1	0	0	1	11	10

5ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	18	18	2	0	10	1
H		0	0	0	0	78	86	8	2	0	3	44	44	3	2	0	2
Z (cn)		10	5	0	5	56	60	2	3	0	2	35	30	5	3	0	2

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀
A (bw)	20	21	1	0	10	2	42	31	0	1	10	1	30	25
H	46	48	7	1	0	3	51	52	9	1	0	4	38	33
Z (cn)	22	25	2	4	0	0	23	27	1	3	0	0	21	25

6ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	25	24	0	0	10	1
H		0	0	0	0	61	50	6	3	0	3	76	60	9	4	0	4
Z (cn)		10	5	0	5	68	75	4	2	0	2	17	12	1	1	0	0

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀
A (bw)	33	25	6	2	10	2	30	26	5	1	10	1	31	31
H	57	54	3	3	0	3	38	40	5	4	0	2	46	49
Z (cn)	16	14	1	0	0	0	11	5	0	0	0	2	6	5

7ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂	
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	3	4	0	0	10	0
H		0	0	0	0	60	59	5	0	0	2	62	65	3	3	0	4
Z (cn)		10	5	0	5	83	77	5	5	0	3	61	64	7	2	0	1

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀
A (bw)	13	19	2	1	10	1	40	30	6	1	10	1	21	24
H	50	47	6	2	0	3	54	68	3	3	0	4	37	25
Z (cn)	32	29	2	2	0	1	18	21	1	1	0	0	9	10

8ème POPULATION

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂	
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	11	11	1	0	10	0
H		0	0	0	0	55	46	5	3	0	2	87	96	8	5	0	4
Z (cn)		10	5	0	5	70	46	5	2	0	3	19	17	1	0	0	1

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀	♂ x ♂		♂ x ♂		♂	♀
A (bw)	32	28	2	4	10	0	37	31	4	1	10	4	47	25
H	60	61	5	1	0	3	42	39	4	4	0	1	38	13
Z (cn)	9	16	3	0	0	2	8	5	2	0	0	0	7	10

9ème POPULATION .

Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	18	17	1	1	10	0
H		0	0	0	0	80	66	5	3	0	2	96	86	8	4	0	3
Z (cn)		10	5	0	5	77	72	5	2	0	3	18	24	1	0	0	2

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀
A (bw)	29	23	3	1	10	2	47	34	5	2	10	3	59	53
H	49	51	7	4	0	3	37	46	3	2	0	1	37	32
Z (cn)	7	5	0	0	0	0	16	22	2	1	0	1	0	4

10ème POPULATION

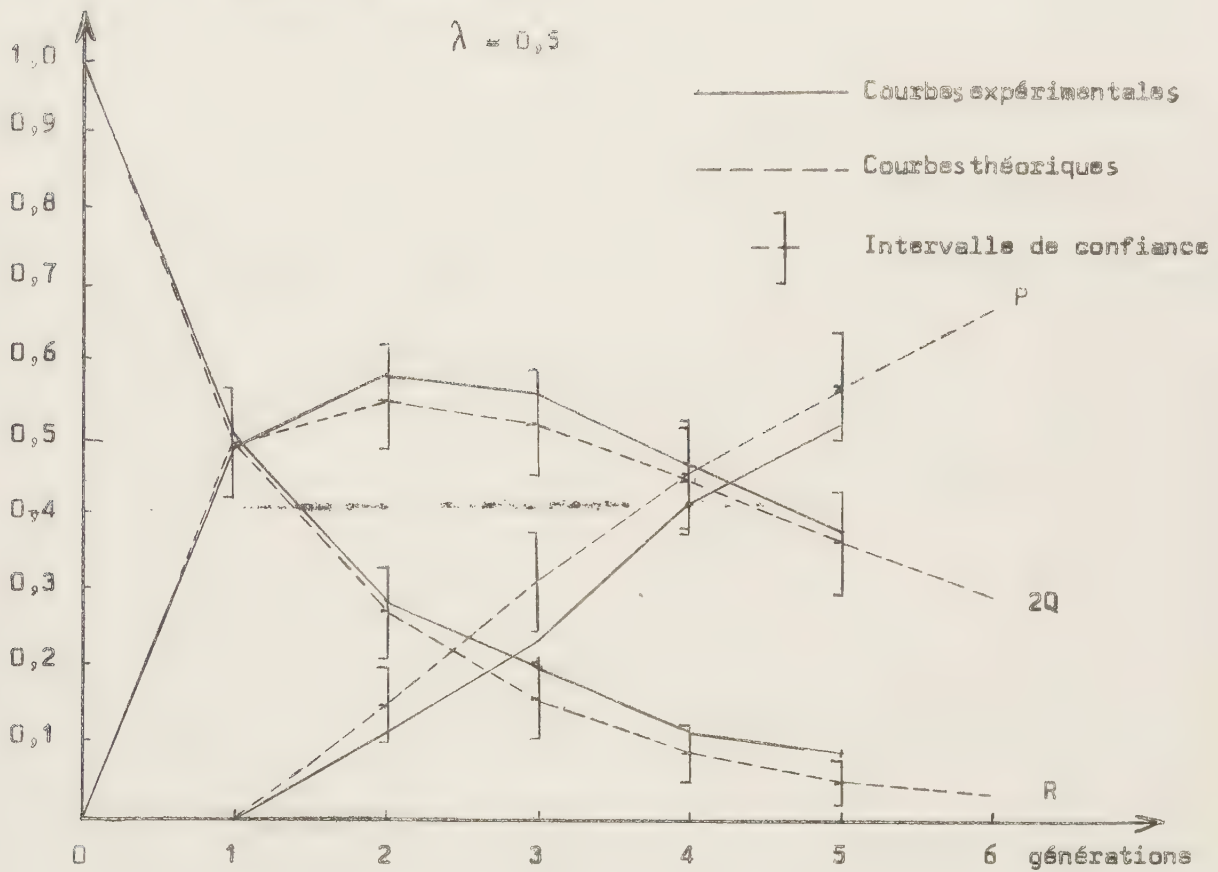
Génération		1ère G.Z.U.				2è G.		2è G.Z.U.				3è G.		3è G.Z.U.			
Sexes		♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂
A (bw)		0	0	10	0	0	0	0	0	10	0	18	14	2	1	10	0
H		0	0	0	0	89	83	4	2	0	5	23	30	3	3	0	2
Z (cn)		10	5	0	5	71	62	6	3	0	0	28	23	5	1	0	3

Génération	4è G.		4è G.Z.U.				5è G.		5è G.Z.U.				6è G.	
Sexes	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂ x ♂	♂	♀
A (bw)	14	16	3	1	10	1	47	48	6	4	10	2	60	59
H	68	82	6	4	0	3	44	39	4	1	0	3	26	18
Z (cn)	21	18	1	0	0	1	6	10	0	0	0	0	5	3

Evolution moyenne de 10 populations réelles, dont
une proportion λ de femelles est systématiquement
accouplée à des mâles purs A/A.

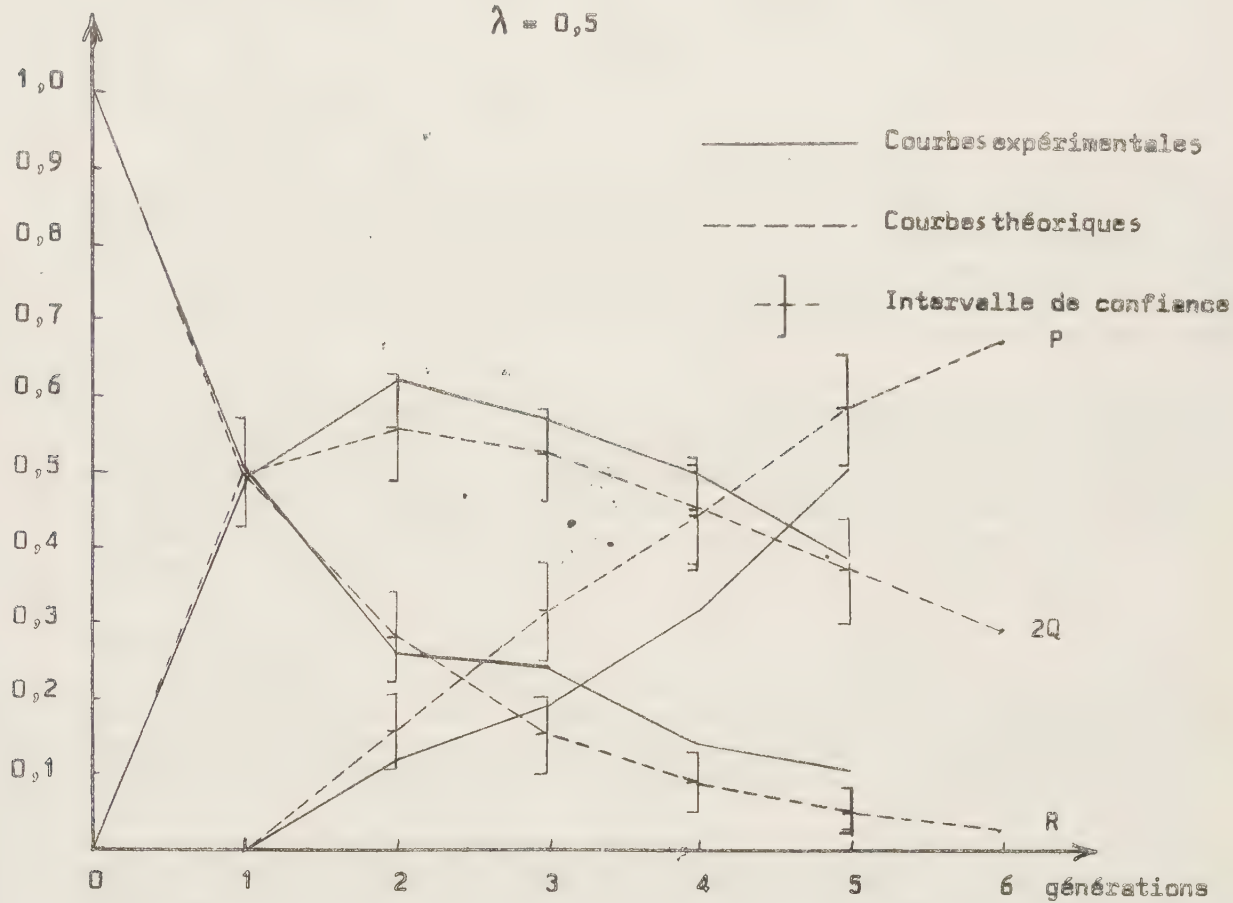
Mâles $N_1 = N_2 = 10$

$\lambda = 0,5$



Evolution moyenne de 10 populations réelles, dont
une proportion λ de femelles est systématiquement
accouplée à des mâles purs A/A.

Femelles $N_1 = N_2 = 10$
 $\lambda = 0,5$



D I S C U S S I O N

Après avoir analysé et rassemblé les concepts inventés et développés ces dernières années par M. GILLOIS, et essayé de montrer quels phénomènes biologiques ils décrivent mathématiquement, deux préoccupations nous ont guidé :

- celle de vérifier la cohérence interne de ces théories, en utilisant des expériences analogiques propres à mettre en évidence les failles logiques et conceptuelles,
- celle ensuite de montrer qu'elles décrivent correctement les mécanismes biologiques tels qu'ils se passent.

Certains procédés zootechniques ont servi de modèle à une expérience d'illustration sur drosophiles. Cette dernière n'est évidemment qu'une imitation assez lointaine des expériences effectuées sur les troupeaux, les conditions de vie de ce diptère, sa fragilité, interdisant beaucoup de manipulations aisément réalisables sur les mammifères. Cependant, ces expériences mettent en évidence les possibilités nouvelles fournies par la mise en application de ces théories.

Il convient aussi d'insister sur l'utilité des expériences analogiques qui permettent de tester la cohérence générale d'une théorie, et par conséquent de déceler des oublis ou des erreurs passés inaperçus au fil des raisonnements. En particulier ici, les deux expériences analogiques réalisées ont chacune permis de mettre en évidence un concept subtil, dont l'existence n'avait pas été découverte.

Cas de l'homogamie.

Jusqu'alors, on considérait que l'homogamie pouvait être définie pour les populations limitées comme pour les populations infinies, c'est-à-dire qu'une génération zygotique utile donnée était composée de zygotes des deux sexes (N_1 mâles et N_2 femelles) tirés au hasard parmi les zygotes de leur génération.

En cas d'homogamie totale, un zygote donné quelconque ne s'accouplait qu'à un zygote de même type (génotype ou phénotype selon le cas). En cas d'homogamie partielle, un tel événement ne survenait qu'avec la probabilité λ , tandis que le choix du conjoint était purement aléatoire avec la probabilité complémentaire $(1 - \lambda)$.

Les équations de récurrence étaient alors, pour l'homogamie génotypique :

$$\begin{aligned} F_1(n+1) &= \lambda (P(n) + Q(n) + R(n)) + (1 - \lambda) \phi_1(n) \\ F_2(n+1) &= \lambda Q(n) + (1 - \lambda) \phi_2(n) \\ F_3(n+1) &= (1 - \lambda) \phi_3(n) \end{aligned}$$

$$\text{et } \phi_1(n+1) = \frac{1}{N} \frac{1 + F_1(n)}{2} + (1 - \frac{1}{N}) \phi_1(n)$$

$$\phi_2(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_2(n)}{2} + (1 - \frac{1}{N}) \phi_2(n)$$

$$\phi_3(n+1) = \frac{1}{N} \frac{F_3(n)}{2} + (1 - \frac{1}{N}) \phi_3(n)$$

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)$$

Comme dans le cas de la panmixie, on pensait que la probabilité que deux gènes homologues, tirés au hasard de deux zygotes quelconques de leur génération, étaient isocontraints :

- soit parce qu'ils provenaient d'un parent commun (probabilité $\frac{1}{N}$) et tous deux du même gène ancêtre (probabilité $\frac{1}{2}$) ou au contraire des deux gènes homologues différents et parce qu'alors ces gènes étaient isocontraints (probabilité $\frac{F_1(n)}{2}$)
- soit parce qu'ils ne provenaient pas d'un parent commun (probabilité $1 - \frac{1}{N}$) mais que les gènes dont ils sont la copie étaient isocontraints (probabilité $\phi_1(n)$).

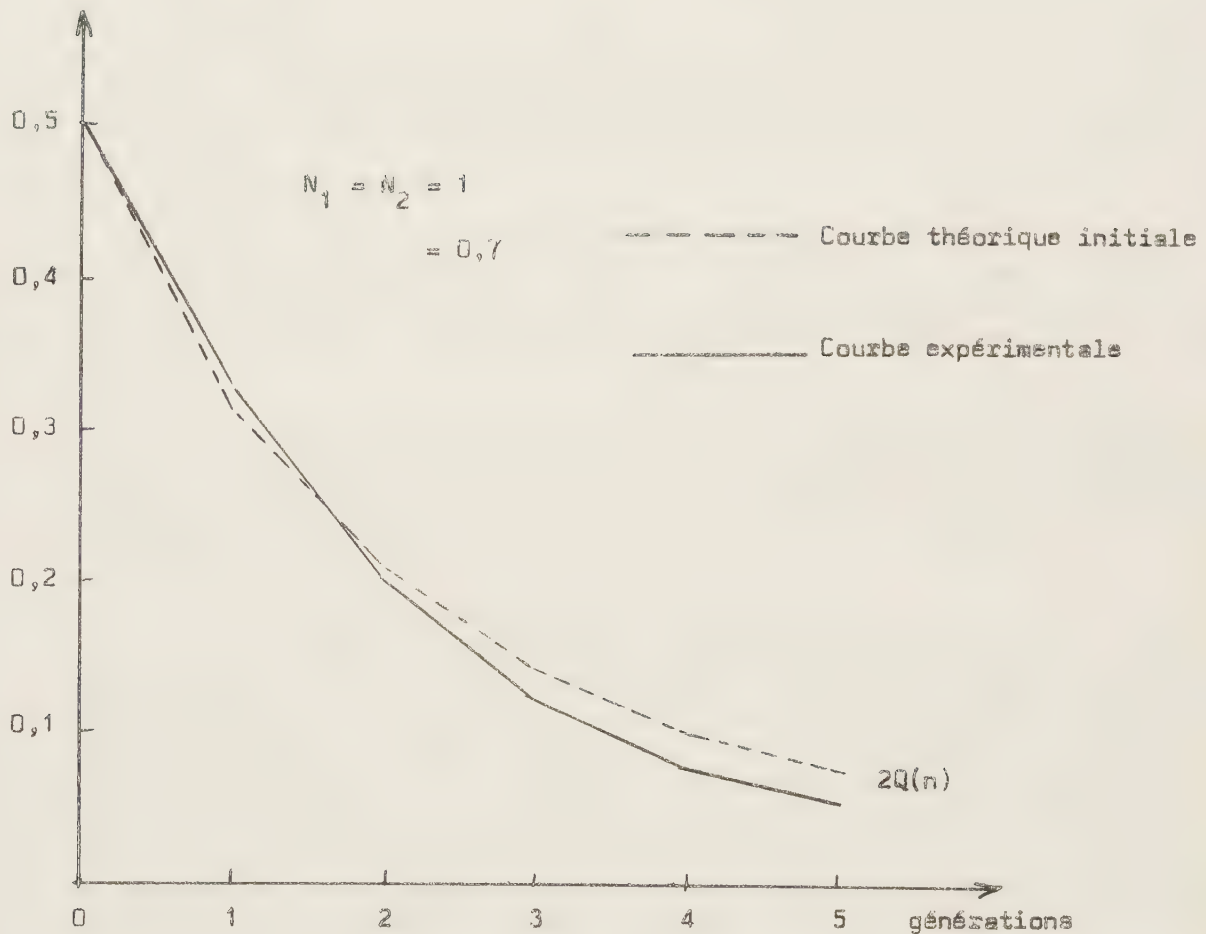
Un raisonnement analogue permettait d'établir les équations donnant $\phi_2(n+1)$ et $\phi_3(n+1)$.

Or, les courbes tirées de telles équations diffèrent notablement des courbes obtenues par expériences analogiques (Figure).

Il est alors apparu qu'il y avait une contradiction dans la définition de l'homogamie telle qu'elle était donnée alors : il est en effet concevable, si on choisit au hasard les géniteurs, qu'il soit impossible de pratiquer des accouplements homogames entre eux.

Supposons, par exemple, que les générations zygotiques utiles comportent 2 mâles et 2 femelles à chaque génération. Si par hasard les deux femelles sont différentes des deux mâles à une certaine génération, il ne sera plus possible de réaliser d'accouplements homogames.

Comparaison de l'évolution moyenne probable initialement
calculée, et de la moyenne de l'évolution de 400 popula-
tions analogiques.



On observe que la courbe expérimentale, très régulière, ne recouvre pas la courbe théorique.

Comparer ce diagramme à celui de la page 45.

Naturellement, une telle éventualité est d'autant moins probable que N_1 et N_2 sont grands.

Il faut enfin noter que si $N_1 = N_2 = 1$, cette définition de l'homogamie est absolument caduque, puisque le choix des conjoints devient purement aléatoire, donc indépendant de λ .

Une autre façon de concevoir l'homogamie, où l'on tire différemment les générations zygotiques utiles, aboutit aux mêmes équations. Elle consiste à tirer un zygote quelconque de sa génération, puis selon les cas à lui choisir un conjoint, du même type ou au hasard, parmi les zygotes de l'autre sexe. L'on constitue ainsi un ensemble de zygotes. Mais il n'a aucune raison de compter à la fois N_1 mâles et N_2 femelles distincts exactement (N_1 et N_2 étant choisis avant les tirages).

En outre, dans le cas d'homogamie partielle, le problème précédent n'est pas beaucoup mieux résolu. La probabilité qu'à la fin du tirage il n'y ait pas de mâles et de femelles de même type est moins grande mais non nulle, et il est alors impossible de constituer des accouplements homogames dans cet ensemble.

Ces difficultés proviennent du fait que l'homogamie, comme toute loi d'appariement dans les petites populations, est définie par deux lois : d'une part celle qui préside au tirage des zygotes destinés à former la génération zygotique utile, d'autre part celle qui définit comment se réalisent les accouplements.

Or, ces deux lois ne sont pas indépendantes : si l'on définit a priori l'une, alors l'autre ne doit pas être contradictoire avec elle; si le choix des zygotes de la génération zygotique utile est défini a priori, la probabilité de réaliser un accouplement homogame doit être conditionnée par la possibilité de réunir un couple homogame; si au contraire on définit a priori la loi d'accouplement, alors le choix des zygotes des générations zygotiques utiles en dépend, tant pour les nombres N_1 de mâles et N_2 de femelles qui les composent que pour le type de ces zygotes. En outre, dans ce cas, les couples ou groupes de couples formés ne peuvent être changés sans que soit alors changée l'épreuve qui a permis de les constituer.

Plus précisément, on doit alors distinguer deux sortes de zygotes : les "zygotes libres" dont le nombre et le choix sont arbitraires, et les "zygotes liés", dont le nombre et le type sont entièrement définis par les lois précédentes et le type des premiers.

Le cas traité dans la deuxième partie de cet ouvrage est de ce genre :

- La "loi a priori" est le mode d'accouplement : l'homogamie génotypique partielle de taux λ ($0 \leq \lambda \leq 1$).

- La loi conditionnée est celle du choix des zygotes des générations zygotiques utiles : les zygotes libres sont N_1 mâles tirés au hasard de l'ensemble des mâles de leur génération. Les zygotes liés sont les femelles choisies par les mâles parmi l'infinité des femelles de la génération, selon le mode d'accouplement défini plus haut. La probabilité de tirer N_1 femelles distinctes est dans ce cas 1. On considère donc N_1 couples disjoints. Ces couples sont évidemment stables, car des recombinaisons entre eux conduiraient à former des couples selon une autre catégorie d'épreuve.

Le cas inverse, où la "loi a priori" est le tirage aléatoire des reproducteurs, et où la loi conditionnée est la "tendance à l'homogamie, lorsqu'elle est réalisable" est biologiquement résolu, mais non mathématiquement.

La première expérience analogique a donc montré la nécessité de définir très rigoureusement les lois appliquées aux petites populations.

Cas des expériences analogiques de la troisième partie.

Généralement, lorsqu'on considère un locus donné d'une population définie pouvant être occupé par une série de gènes homologues hétéroactifs, on considère la "taille" de chaque classe d'isoaction mesurée, comme la probabilité de tirer un gène de cette classe d'un zygote de la population. Dans le cas de diallélisme en particulier, si on note A et Z les deux types de gènes possibles, on appelle p la probabilité de tirer A, et q celle de tirer Z:

$$p + q = 1$$

Si on appelle comme G. MALECOT f la probabilité que deux gènes homologues d'un zygote donné soient identiques par descendance mendélienne, on a "pris l'habitude" d'écrire que la structure de la population est donnée par les trois relations :

$$\begin{cases} P = f p + (1 - f) p^2 = p^2 + f p q \\ 2Q = 2(1 - f) p q \\ R = f q + (1 - f) q^2 = q^2 + f p q \end{cases}$$

Par extension, on écrivait donc dans la nouvelle théorie que :

$$\begin{cases} P = F_1 p + F_3 p^2 \\ 2Q = F_2 + 2F_3 p q \\ R = F_1 q + F_3 q^2 \end{cases}$$

Dans le cas traité ici (enrichissement d'une population en un gène donné A) on pouvait écrire :

$$p(n+1) = \frac{\lambda}{2} + (1 - \frac{\lambda}{2}) p(n) \quad \text{et} \quad q(n+1) = (1 - \frac{\lambda}{2}) q(n)$$

La résolution des équations de récurrence permettait par ailleurs de calculer $F_1(n)$, $F_2(n)$, $F_3(n)$ quel que soit n .

Or, les courbes d'évolution des populations analogiques et celles calculées en écrivant :

$$\begin{cases} P(n) = F_1(n) p(n) + F_3(n) p^2(n) \\ 2Q(n) = F_2(n) + 2F_3(n) p(n) q(n) \\ R(n) = F_1(n) q(n) + F_3(n) q^2(n) \end{cases}$$

divergeaient dès la première génération (p. 117 à 119), en particulier pour $P(1)$. Sachant que les équations de récurrence des coefficients de contrainte et celles sur $p(n)$ et $q(n)$ étaient rigoureuses, seules les équations donnant $P(n)$, $2Q(n)$ et $R(n)$ pouvaient être mises en cause.

En effet, si à la génération initiale (0) $p(0) = 0$ et $q(0) = 1$, nécessairement $P(0) = 2Q(0) = 0$ et $R(0) = 1$.

Alors $F_1(0) = \phi_1(0) = 1$; $F_2(0) = \phi_2(0) = F_3(0) = \phi_3(0) = 0$, et les équations montrent que $F_3(n) = \phi_3(n) = 0$ quel que soit n .

Cela entraîne dans ce cas :

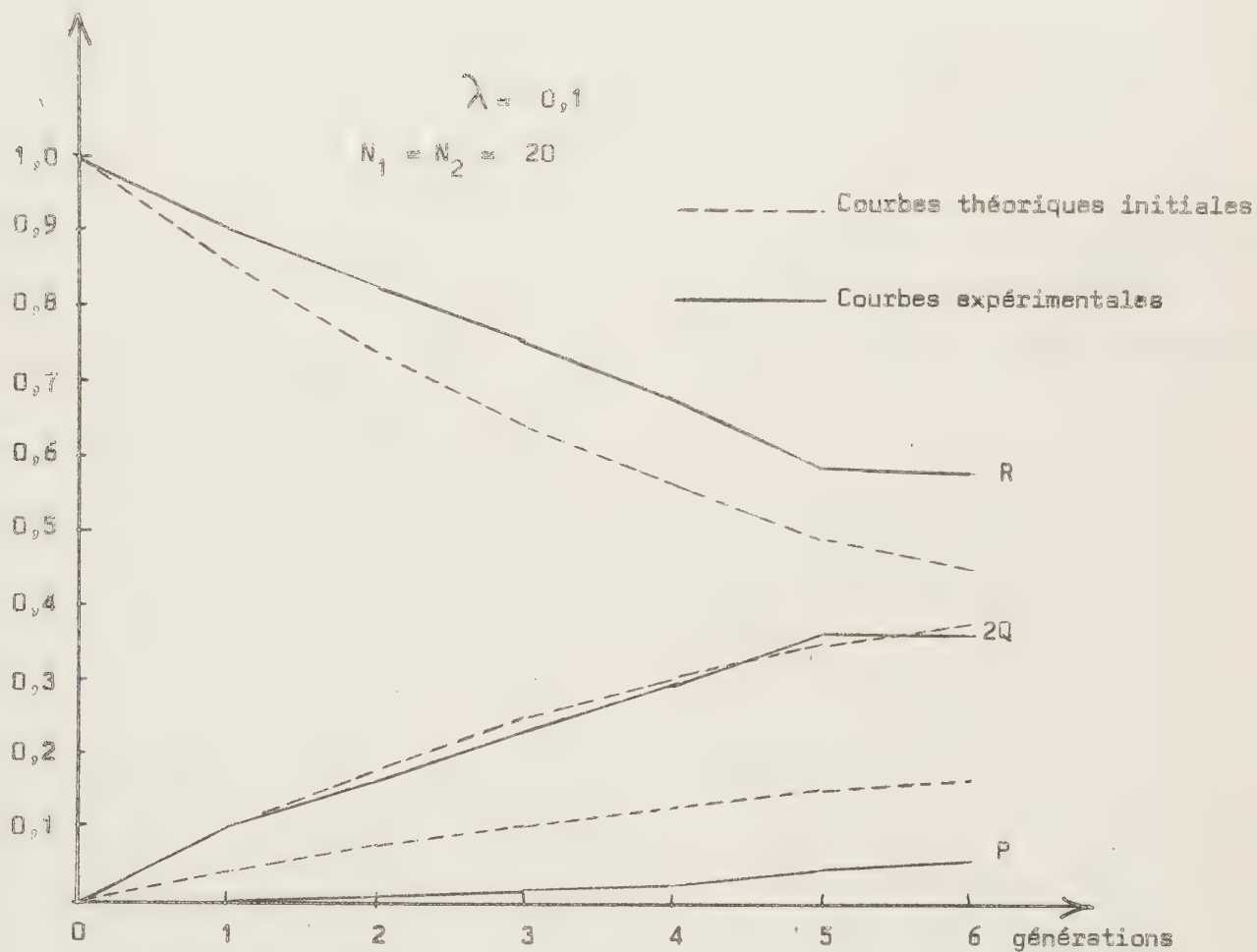
$$\begin{cases} P(n) = F_1(n) p(n) \\ 2Q(n) = F_2(n) \\ R(n) = F_1(n) q(n) \end{cases}$$

A la première génération, on doit avoir biologiquement $P(1) = 0$, car aucun homozygote A/A n'a pu apparaître.

Or $F_1(1) \neq 0$ et $p(1) = \frac{\lambda}{2} \neq 0$. Il y a donc contradiction.

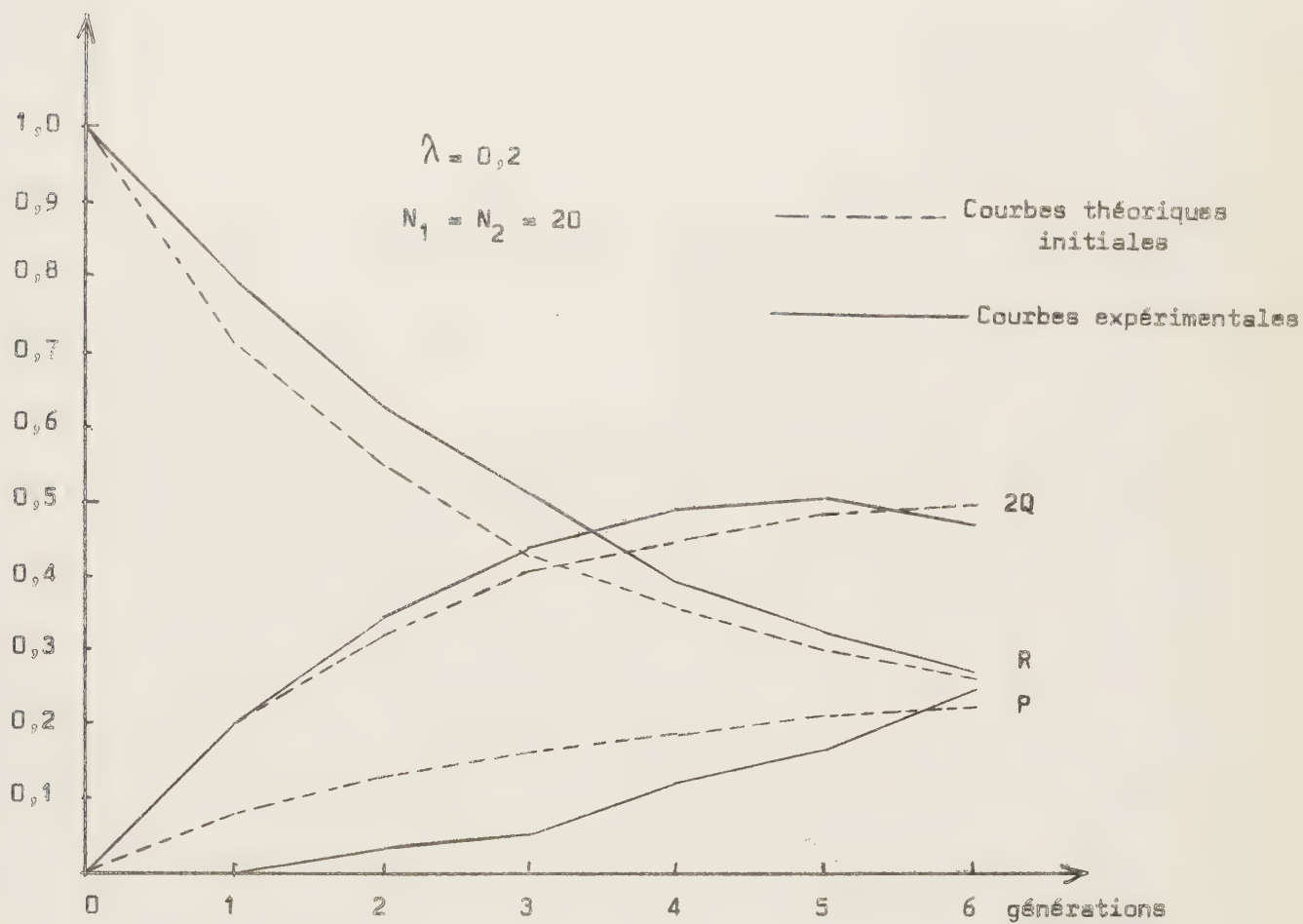
Il est donc démontré que les relations donnant $P(n)$, $2Q(n)$, $R(n)$ sont inexactes. La solution s'est imposée : la probabilité de tirer le gène A par exemple n'est pas la même selon que ce zygote est quelconque (probabilité a priori), ou au contraire que ce zygote est en état d'isocontrainte, d'hété-

Comparaison de l'évolution moyenne probable initialement calculée
et de la moyenne de l'évolution de 5 populations analogiques.



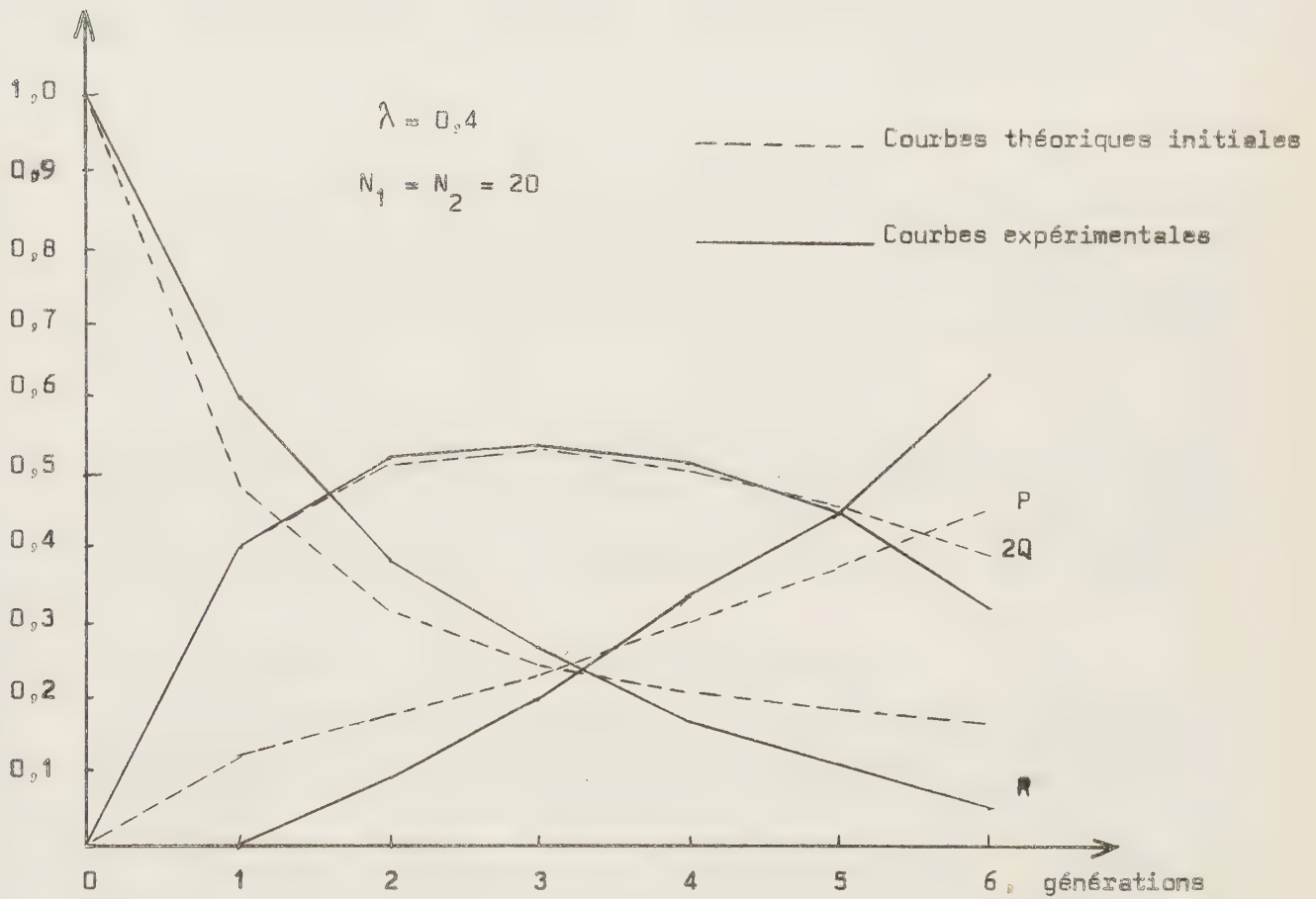
Comparer à la figure p. 77.

Comparaïson de l'évolution moyenne probable initialement
calculée et de la moyenne de l'évolution de 5 populations
analogiques.



Comparer à la figure p. 78.

Comparaison de l'évolution moyenne probable initialement calculée
et de la moyenne de l'évolution de 5 populations analogiques.



Comparer à la figure p. 79.

rocontrainte, ou de non contrainte. Il convient donc de distinguer quatre probabilités $p(n)$, $p_1(n)$, $p_2(n)$, $p_3(n)$ correspondant à ces quatre situations.

On voit alors qu'en cas de biallélisme $p_2(n) = \frac{1}{2}$ quel que soit n , et que

$$p(n) = F_1(n) \cdot p_1(n) + F_2(n) \cdot \frac{1}{2} + F_3(n) \cdot p_3(n)$$

La logique propre à ce problème n'avait pas été assez approfondie, seule une expérience analogique permettait de la déceler rapidement.

Après avoir complété et vérifié la logique interne de ces théories grâce aux expériences analogiques, il importe de s'assurer que les hypothèses dont découlent les raisonnements sont conformes aux réalités biologiques qu'elles prétendent décrire, en comparant les résultats calculés à l'évolution réelle d'un certain nombre de populations soumises aux lois d'accouplement considérées.

Pour que les résultats observés aient quelque valeur, il est nécessaire de connaître avec précision les constantes biologiques des objets considérés, dans les conditions de l'expérience. En particulier, une étude quantitative de toutes les formes possibles de sélection doit être effectuée parallèlement à cette expérience. Les comptages préalables (S E) sont une première tentative dans ce sens.

Deux remarques importantes s'imposent cependant.

La première, d'ordre théorique, est l'absence totale d'information sur les moments du second ordre. Nous n'avons en effet pu mettre au point aucune loi de récurrence liant les moments du second ordre à ceux du premier ordre et entre eux.

Si en effet nous notons $X^*(n)$ les paramètres vrais d'une génération donnée n (c'est-à-dire les valeurs exactes des coefficients $F_i(n)$, $\phi_i(n)$, $p(n)$, $p_i(n)$, $i = 1, 2, 3$ à la génération n et $X(n+1)$ les valeurs probables des paramètres homologues à la génération $n+1$ (ces paramètres étant eux-mêmes des probabilités), les équations de récurrence sont de la forme :

$$X_i(n+1) = f_i \left[F_i^*(n), \phi_i^*(n), p^*(n) \right]$$

f étant une certaine fonction définie par les lois génétiques et les propriétés de la population.

Ainsi dans le cas des populations panmictiques d'effectifs limités, on a :

$$\begin{cases} F_1(n+1) = \phi_1^*(n) \\ \phi_1(n+1) = \frac{1}{N} \frac{1 + F_1^*(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \phi_1^*(n) \end{cases}$$

Il est bien évident que les vraies valeurs $F_1^*(n)$ et $\phi_1^*(n)$ ne sont en général pas connues.

Cependant, nous savons que $F_1(n)$ et $\phi_1(n)$ peuvent prendre toute une série valeurs $F_{i1}(n)$, et $\phi_{j1}(n)$, i variant de 1 à I , j de 1 à J , et que la probabilité qu'ils prennent l'une de ces valeurs peut être notée a_i et b_j . La valeur probable de $F_1(n+1)$ et $\phi_1(n+1)$ est alors donnée par :

$$F_1(n+1) = \sum_{j=1}^J b_j \phi_j(n) \quad \text{et}$$

$$\phi_1(n+1) = \frac{1}{N} \times \frac{1}{2} \left[1 + \sum_{i=1}^I a_i F_{i1}(n) \right] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \sum_{j=1}^J b_j \phi_{j1}(n)$$

Or, par définition :

$$F_1(n+1) = \sum_{i=1}^I a_i F_{i1}(n) \quad \text{et} \quad \phi_1(n+1) = \sum_{j=1}^J b_j \phi_{j1}(n)$$

Les équations de récurrence sur les valeurs probables sont donc vraies. Malheureusement ni les a_i , ni les b_j , ni les lois conjointes c_{ij} ne sont connues, il est par conséquent actuellement impossible de calculer les moments d'ordre supérieur.

Si cependant la valeur prise par un paramètre, à une génération infinie n donnée, est égale à la valeur probable calculée, alors, dans l'échantillon de cette génération que constitue la génération zygotique utile, ce paramètre pourra prendre un ensemble de valeurs, dont la loi de distribution sera binomiale.

Soit $X^*(n)$ ce paramètre, qui prend sa valeur probable $X(n)$ pour la génération infinie n . Si ce paramètre est caractéristique d'un zygote ($F_1(n)$, $F_2(n)$, $F_3(n)$, $P(n)$, $2Q(n)$, $R(n)$), alors la variance de ce paramètre

dans l'échantillon de la génération zygotique utile sera :

$$\text{Var } X(n) = \frac{X(n) (1 - X(n))}{N_1 + N_2}$$

Si ce paramètre est caractéristique d'un couple de gènes appartenant à deux zygotes distincts ($\phi_1(n)$, $\phi_2(n)$, $\phi_3(n)$) sa variance sera :

$$\text{Var } X(n) = \frac{X(n) (1 - X(n))}{4 (N_1 + N_2) (N_1 + N_2 - 1)}$$

si les zygotes sont quelconques et

$$\text{Var } X(n) = \frac{X(n) (1 - X(n))}{4 N_1 N_2}$$

si les zygotes sont de sexes différents..

$(4 (N_1 + N_2) (N_1 + N_2 - 1))$ est le nombre de couples de gènes appartenant à 2 zygotes quelconques distincts que l'on peut constituer, $4 N_1 N_2$ est le nombre de couples que l'on peut constituer avec un gène tiré de l'un des N_1 mâles, et un gène tiré de l'une des N_2 femelles).

Si ce paramètre est caractéristique d'un gène seulement ($p(n)$ ou $q(n)$) sa variance sera :

$$\text{Var } X(n) = \frac{X(n) (1 - X(n))}{2 (N_1 + N_2)}$$

Il est par conséquent possible d'entourer chaque valeur probable calculée d'un intervalle de confiance à l'intérieur duquel le paramètre de l'échantillon, que représente la génération zygotique utile, a 95 % de chances de se trouver, si la seule cause de variabilité est la taille de cet échantillon.

Si, comme dans le cas de l'expérience sur drosophiles, le nombre de zygotes choisis au hasard et formant les générations zygotiques utiles est $N_1 + N_2 = 20$, l'écart-type de la distribution est :

$$\sigma_p(n) = \sqrt{\frac{P(n) (1-P(n))}{20}} ; \quad \sigma_Q(n) = \sqrt{\frac{2Q(n) (1-2Q(n))}{20}} ; \quad \sigma_R(n) = \sqrt{\frac{R(n) (1-R(n))}{20}}$$

Pour une population, à chaque génération, l'intervalle de confiance pour une sécurité de 95 % sera :

$$P(n) \pm 2,1 \sigma_p(n) ; \quad 2Q(n) \pm 2,1 \sigma_Q(n) ; \quad R(n) \pm 2,1 \sigma_R(n)$$

Si maintenant nous prenons dix populations indépendantes, la longueur de l'intervalle de confiance autour de la moyenne sera pratiquement divisé par $\sqrt{10}$, les valeurs trouvées devront donc se trouver dans les intervalles :

$$P(n) \pm \sqrt{\frac{P(n)(1-P(n))}{50}}; \quad 2Q(n) \pm \sqrt{\frac{2Q(n)(1-2Q(n))}{50}}; \quad R(n) \pm \sqrt{\frac{R(n)(1-R(n))}{50}}$$

Ainsi pour $P(n) = 0,50$ nous aurons un intervalle de confiance de $\pm 0,07$
 $P(n) = 0,25$ nous aurons un intervalle de confiance de $\pm 0,06$
 $P(n) = 0,10$ nous aurons un intervalle de confiance de $\pm 0,04$

Il s'agit évidemment de sous-estimations, puisque les valeurs $P(n)$, $2Q(n)$, $R(n)$ calculées ne sont que les valeurs probables des paramètres définissant la structure de la n^{e} génération.

En inscrivant en pointillé les extrêmes de l'intervalle ainsi calculé, on peut observer que nos courbes expérimentales ne s'y trouvent pas toujours.

Les écarts, qui théoriquement devraient être du même ordre que dans les expériences analogiques avec $N_1 = N_2 = 20$, se trouvent être évidemment beaucoup plus importants puisqu'on atteint 8 % d'erreur sur une valeur qui devrait être 31,5 %.

La seconde remarque est l'imprécision des résultats mesurés : les paramètres de ces populations sont très aléatoires, il faudrait donc faire beaucoup plus de mesures pour estimer chaque paramètre avec précision.

La fécondité des différents types de couples, par exemple, a été estimée par 5 à 10 mesures selon les types. Or, le nombre de descendants oscille entre 140 et 280 descendants pour un même type de couple. Il est théoriquement possible de faire une estimation relative à partir de 5 mesures, mais celle-ci est pratiquement assez incertaine.

De même, l'évolution moyenne réelle a été calculée à partir de l'évolution de 10 populations indépendantes seulement.

Les paramètres de sélection étant mal connus, et les estimations des paramètres caractéristiques des populations imprécises, les résultats de l'expérience biologique ne sont vrais qu'au premier ordre. Ils doivent être confirmés par de nouvelles expériences, réalisés selon les principes énoncés plus haut, mais à une échelle beaucoup plus grande de façon à disposer d'un nombre de données suffisamment élevé pour permettre d'accéder à une certaine précision. Les conditions de milieu et les génotypes devront alors eux-mêmes être beaucoup plus strictement définies. Les souches seront rendues entièrement isogènes (tous les gènes homologues identiques). Les conditions de fabrication des milieux

seront rigoureusement définies (température, pression, temps de cuisson, dosages des composants, date d'utilisation, etc...).

En réalisant à grande échelle de telles expériences sur drosophiles ou sur des petits vertébrés à développement rapide, on pourrait accélérer beaucoup les études réalisées empiriquement et à grands frais sur les mammifères domestiques. On pourrait simultanément étudier l'effet de la consanguinité et de l'identité sur des paramètres de croissance, de fécondité, et biochimiques, problèmes importants dans tous les cas de sélection d'animaux présentant certaines qualités zootechniques, puisque celle-ci est le plus souvent effectuée sur des effectifs très limités, de mâles en particulier.

Aux termes de cette étude, nous sommes donc conscient de ses limites à la fois théoriques et expérimentales. Son objectif n'était pas cependant de résoudre complètement le problème de l'homogamie, ni celui de "l'enrichissement" d'une population en un certain gène, mais de montrer que de tels problèmes peuvent être partiellement traités à l'aide de la notion de contrainte.

Celle-ci, complétée par la notion de génotype généralisé, permet de prévoir quantitativement non seulement l'évolution moyenne probable de populations soumises à des lois d'appariement définies, mais aussi un certain nombre de corrélations entre deux ou plusieurs zygotes d'une génération donnée.

Lorsque le problème des sélections sera mieux éclairci, un usage général de ces notions et l'expérimentation analogique et biologique sur petits animaux doivent permettre d'améliorer et de rendre plus rentables les programmes de sélection dans les troupeaux.

BIBLIOGRAPHIE

1. ASTIER, GREGORY, LAGARRIGUE, LEPRINCE-RINGUET, MULLER, 1964.
Mécanique Statistique. *
2. BOUFFETTE J., 1966. Variance et covariance génotypique des zygotes tétraploïdes. Th. Doct. 3ème Cycle. Fac. Sc. Lyon.
3. BOUFFETTE A.R., 1966. Etude probabiliste de la méiose des zygotes tétraploïdes. Th. Doct. 3ème Cycle. Fac. Sc. Lyon.
4. BRARD, 1957. Calcul des probabilités. *
5. BRARD, 1960. Statistique mathématique. *
6. BRARD, 1963. Calcul numérique.
7. BURI P., 1956. Gene frequency in small populations of mutant *Drosophila*. State Univ. of Iowa. *Evol.* 10, 367-402.
8. DEMEREC, 1965. *Biology of Drosophila*. Hafner Pub. Company. New-York and London.
9. FISHER, 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver and Boyd.
10. FISHER et YATES, 1963. *Statistical tables for biological, agricultural and medical research*. Oliver and Boyd.
11. GILLOIS, 1964. Logique d'un langage génétique : La relation d'identité. Journées d'Etudes Féd. europ. Zootech., Lisbonne.
12. GILLOIS, 1964. Corrélation génotypique théorique entre apparentés. Journées d'Etudes Féd. europ. Zootech., Lisbonne.
13. GILLOIS, 1964. Calcul des coefficients d'identité d'après les liens de parenté. Journées d'Etudes Féd. europ. Zootech., Lisbonne.
14. GILLOIS, 1964. La relation d'identité en génétique. Thèse Doct. Etat, Fac. Sc. Paris.
15. GILLOIS, 1964. La sélection : Recherche d'une meilleure transcription mathématique du phénomène. 2ème Thèse. Fac. Sc. Paris.
16. GILLOIS, 1965. Relation d'identité en génétique. *Ann. Inst. Poincaré*, 2, (1), 1-94.
17. GILLOIS, 1965. Logique de la génétique de population et quelques modèles mathématiques. Cours Fac. Sc. Paris, Certificat de Génét. App. 3ème cycle.

*. Cours de l'Ecole Polytechnique - Paris.

18. GILLOIS, 1965. La relation de dépendance entre gènes non identiques. Journées d'Etudes Féd. europ. Zootech., La Haye.
19. GILLOIS, 1965. Entropie de la description d'une population. Journées d'Etudes Féd. europ. Zootech., La Haye.
20. GILLOIS, 1965. La relation de dépendance en génétique. Journées d'Etudes Féd. europ. Zootech., La Haye.
21. GILLOIS, 1966. Le concept d'identité et son importance en génétique. Ann. Génét., 2, (2), 58-65.
22. GILLOIS, 1966. La relation de dépendance entre gènes non identiques. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 6, (1), 117-120.
23. GILLOIS, 1966. Entropie de la description d'une population. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 6, (1), 113-115.
24. GILLOIS, 1966. La relation de dépendance en génétique. Ann. Inst. Henri Poincaré. Section B., 2, (3), 261-278.
25. GILLOIS, 1966. L'homogamie dans une population d'effectif limité. Ann. Inst. Henri Poincaré. Section B., 2, (4), 299-347.
26. GILLOIS, 1966. Note sur la variance et la covariance génotypiques entre apparentés. Ann. Inst. Henri Poincaré. Section B., 2, (4), 349-352.
27. GILLOIS, 1967. Joint laws of genetic aleatory variables (à paraître).
28. GILLOIS, 1967. La notion de génotype. Ann. Génét., 10, (4), 201-202.
29. GILLOIS, 1967. Les lois conjointes des variables aléatoires génétiques. Ann. Génét., 10, (4), 203-206.
30. GILLOIS, BOUFFETTE J., BOUFFETTE A.R., 1968. Covariance génotypique a priori dans les populations homogames. Ann. Inst. Henri Poincaré (sous presse).
31. GILLOIS, 1968. Logica y matematica de la herencia. I.N.T.A. Buenos-Aires (sous presse).
32. GILLOIS, BOUFFETTE J., BOUFFETTE A.R., 1968. Probabilité a priori et homogamie. Ann. Inst. Henri Poincaré (sous presse).
33. GILLOIS, 1968. Logique et mathématique de l'hérédité. I.N.R.A. Paris (à paraître).
34. KEMPTHORNE, 1957. An introduction to genetic statistics. J. Wiley, New-York.

35. KERR, WARWICK et WRIGHT, 1954. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. I. Forked. *Evol.* 8, 172-177.
36. KERR et WARWICK, 1954. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. III. Spinless. *Evol.* 8, 293-302.
37. LAMOTTE, 1948. Introduction à la biologie quantitative. Masson & Cie.
38. L'HERITIER et TEISSIER, 1934. Une expérience de sélection naturelle. Courbe d'élimination du gène "Bar" dans une population de *Drosophiles* en équilibre. *C.R. Soc. Biol.*, 117, 1049.
39. L'HERITIER, 1954. Traité de génétique. II. P.U.F.
40. MALECOT, 1966. Probabilité et hérédité. I.N.E.D., 47.
41. SCHWARTZ, 1963. Cours d'analyse. *
42. WRIGHT, 1939. Statistical genetics in relation to evolution. Hermann, Paris.
43. YAGLOM A.M. et YAGLOM J.M., 1959. Probabilité et information.

*. Cours de l'Ecole Polytechnique - Paris.

A N N E X E I

Le génotype général

Nous avons vu que la probabilité de tirer un gène donné d'un zygote donné dépendait en général de l'état de contraintes du zygote porteur de ce gène, et nous avons vu que l'on pouvait écrire :

$$p(n) = F_1(n) p_1(n) + F_2(n) p_2(n) + F_3(n) p_3(n)$$

En cas de biallélisme, $p_2(n) = \frac{1}{2}$ quel que soit n .

Mais les équations permettant de déterminer $p_1(n)$ et $p_3(n)$ ne sont pas encore établies. Pour y parvenir, il faut encore introduire trois nouvelles probabilités, $\pi_1(n)$, $\pi_2(n)$ et $\pi_3(n)$ homologues des précédentes et telles que

$$p(n) = \phi_1(n) \pi_1(n) + \phi_2(n) \pi_2(n) + \phi_3(n) \pi_3(n)$$

Celles-ci permettent de résoudre certains problèmes.

On peut aussi, en première approximation, poser $p_1(n) = p_3(n) = p'(n)$.

Ces paramètres vérifient alors $p_1(n) = p_3(n) = p'(n) = \frac{1}{2} \cdot \frac{2 p(n) - F_2(n)}{1 - F_2(n)}$

Cependant, il revient à M. GILLOIS d'avoir donné une solution générale et élégante à ce problème.

Elle repose sur l'idée que deux zygotes ayant même génotype pour un locus donné peuvent l'être par deux voies : soit en raison d'une contrainte liant les deux gènes considérés, soit du fait du hasard qui a réuni ces deux gènes. Il est certain que l'observation du caractère déterminé par ce couple de gènes ne permettra de relever aucune différence entre deux tels zygotes. Au contraire, pour l'ensemble des autres caractères, il y aura probablement des différences, puisque les chemins ayant conduit à la conception de ces zygotes sont différents.

Il n'y a donc plus trois génotypes pour chacun des sexes, mais six. Dans le cas du biallélisme (gènes A et Z) un zygote pourra être A/A parce que ses deux gènes sont isocontraints. La probabilité de cet événement est notée $T_1 = \text{Pr}(AA)$.

Un autre zygote le sera du fait du hasard; la probabilité de cet événement est notée $T_4 = \text{Pr}(\tilde{AA})$.

De même, un zygote pourra être Z/Z parce que ses deux gènes sont isocon-
traints (probabilité $T_2 = \Pr(\bar{Z}\bar{Z})$) ou du fait du hasard (probabilité $T_6 = \Pr(\hat{Z}\hat{Z})$).

Enfin, un zygote pourra être A/Z parce que ses deux gènes sont hétérocon-
traints (probabilité $T_3 = \Pr(A\bar{Z})$) ou du fait du hasard (probabilité $T_5 = \Pr(A\hat{Z})$).

Nous avons évidemment :

$$\begin{aligned} T_1 &= F_1 p_1 & T_4 &= F_3 p_3^2 \\ T_2 &= F_1 q_1 & T_6 &= F_3 q_3^2 \\ T_3 &= F_2 & T_5 &= 2F_3 p_3 q_3 \end{aligned}$$

$$\text{donc : } F_1 = T_1 + T_2 \quad ; \quad F_2 = T_3 \quad ; \quad F_3 = T_4 + T_5 + T_6$$

$$\begin{aligned} p_1 &= \frac{T_1}{T_1 + T_2} & p_3 &= \sqrt{\frac{T_4}{T_4 + T_5 + T_6}} = \frac{2 T_4 + T_5}{2 (T_4 + T_5 + T_6)} \\ q_1 &= \frac{T_2}{T_1 + T_2} & q_3 &= \sqrt{\frac{T_6}{T_4 + T_5 + T_6}} = \frac{2 T_6 + T_5}{2 (T_4 + T_5 + T_6)} \end{aligned}$$

Conjointement, définissons la probabilité que deux gènes, tirés de deux
zygotes distincts, soient AA ou AZ ou ZZ, en séparant le cas où ils le sont du
fait du hasard, et celui où ils le sont en raison de contraintes. Nous les no-
tons :

$$S_1, S_2, S_3, S_4, S_5, S_6 \quad \text{avec} \quad S_1 + S_2 + S_3 + S_4 + S_5 + S_6 = 1.$$

Les mêmes indices correspondant aux mêmes situations de contraintes entre les
deux gènes pour T_i et S_i .

Les équations de récurrence de ces probabilités dans le cas de la panmi-
xie s'établissent aisément :

$$S_1(n+1) = \frac{1}{N} \left(\frac{p(n) + T_1(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) S_1(n)$$

$$S_2(n+1) = \frac{1}{N} \left(\frac{q(n) + T_2(n)}{2} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) S_2(n)$$

$$S_3(n+1) = \frac{1}{N} \frac{T_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N} \right) S_3(n)$$

$$S_i(n+1) = \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_i(n) \quad i = \{4, 5 \text{ ou } 6\}$$

$$T_j(n+1) = S_j(n) \quad j = \{1, 2, \dots \text{ ou } 6\}$$

Cherchons $p(n+1)$ en fonction de $p(n)$:

$$\begin{aligned} p(n+1) &= T_1(n+1) + \frac{1}{2} T_3(n+1) + T_4(n+1) + \frac{1}{2} T_5(n+1) \\ &= S_1(n) + \frac{1}{2} S_3(n) + S_4(n) + \frac{1}{2} S_5(n) \end{aligned}$$

Or, il est facile de voir, dans ce cas, que :

$$p(n) = S_1(n) + \frac{1}{2} S_3(n) + S_4(n) + \frac{1}{2} S_5(n)$$

donc $p(n+1) = p(n)$, donc $p(n) = p(0)$ quel que soit n , donc $p(n)$, $q(n)$,

$$\left[T_1(n) + \frac{1}{2} T_3(n) + T_4(n) + \frac{1}{2} T_5(n) \right], \left[T_2(n) + \frac{1}{2} T_3(n) + T_6(n) + \frac{1}{2} T_5(n) \right],$$

$$\left[S_1(n) + \frac{1}{2} S_3(n) + S_4(n) + \frac{1}{2} S_5(n) \right], \left[S_2(n) + \frac{1}{2} S_3(n) + S_6(n) + \frac{1}{2} S_5(n) \right]$$

sont des invariants dans le cas de la panmixie.

En remplaçant $p(n)$ et $q(n)$ par leurs valeurs initiales, p et q , nous pouvons donc écrire :

$$S_1(n+1) = \frac{1}{N} \frac{p + T_1(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_1(n)$$

$$S_2(n+1) = \frac{1}{N} \frac{q + T_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_2(n)$$

$$S_3(n+1) = \frac{1}{N} \frac{T_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_3(n)$$

$$S_i(n+1) = \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_i(n) \quad i = \{1, 2, \text{ ou } 3\}$$

$$T_j(n+1) = S_j(n) \quad j = \{1, 2, \dots \text{ ou } 6\}$$

On peut écrire immédiatement pour $i = 4, 5$ ou 6 :

$$S_i(n) = S_i(0) \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n$$

$$T_i(n) = S_i(0) \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{n-1}$$

La résolution des premiers systèmes est simple et donne :

$$S_1(n) = A_1 s_1^n + B_1 s_2^n + p$$

$$T_1(n) = A_1 s_1^{n-1} + B_1 s_2^{n-1} + p \quad (n \geq 1)$$

$$S_2(n) = A_2 s_1^n + B_2 s_2^n + q$$

$$T_2(n) = A_2 s_1^{n-1} + B_2 s_2^{n-1} + q \quad (n \geq 1)$$

$$S_3(n) = A_3 s_1^n + B_3 s_3^n$$

$$T_3(n) = A_3 s_1^{n-1} + B_3 s_2^{n-1} \quad (n \geq 1)$$

avec $s_1 = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{N} + \sqrt{1 + \frac{1}{N^2}}\right)$ et $s_2 = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{N} - \sqrt{1 + \frac{1}{N^2}}\right)$

les A_i et B_j étant définis par les conditions initiales.

Nous voyons par conséquent que $p_1(n) \neq p_3(n)$. Nous avons aussitôt :

$$\begin{cases} P(n) = A_1 s_1^{n-1} + B_1 s_2^{n-1} + S_4(0) \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{n-1} + p & (n \geq 1) \\ 2Q(n) = A_3 s_1^{n-1} + B_3 s_2^{n-1} + S_5(0) \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{n-1} & (n \geq 1) \\ R(n) = A_2 s_1^{n-1} + B_2 s_2^{n-1} + S_6(0) \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{n-1} + q & (n \geq 1) \end{cases}$$

pour N infini, on trouve alors $P(n) = A_1 + S_4(0) + p = p^2$

$$2Q(n) = A_3 + S_5(0) = 2pq$$

$$R(n) = A_2 + S_6(0) + q = q^2$$

donc les proportions ne varient pas (loi de Hardy-Weinberg).

Cas de l'homogamie génotypique partielle.

Traisons le cas où chaque génération zygotique utile est constituée de N_1 mâles tirés au hasard dans leur génération, et où ils se choisissent, dans un nombre infini de femelles de cette même génération, une femelle de même génotype qu'eux-mêmes avec une probabilité λ , et au hasard avec la probabilité $(1 - \lambda)$; ils forment donc N_1 couples stables et indépendants entre eux.

Les équations sont simples à établir :

$$T_1(n+1) = \lambda \left(P(n) + \frac{Q(n)}{4} \right) + (1 - \lambda) S_1(n)$$

$$T_2(n+1) = \lambda \left(R(n) + \frac{Q(n)}{4} \right) + (1 - \lambda) S_2(n)$$

$$T_3(n+1) = \lambda \frac{Q(n)}{2} + (1 - \lambda) S_3(n)$$

$$T_i(n+1) = (1 - \lambda) T_i(n) \quad ; \quad i = \{4, 5 \text{ ou } 6\}$$

$$S_1(n+1) = \frac{1}{N_1} \left(\frac{1}{2} \frac{p(n) + T_1(n)}{2} + \frac{1}{2} \left[\lambda \left(P(n) + \frac{Q(n)}{4} \right) + (1 - \lambda) S_1(n) \right] \right) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) S_1(n)$$

$$S_2(n+1) = \frac{1}{N_1} \left(\frac{1}{2} \frac{q(n) + T_2(n)}{2} + \frac{1}{2} \left[\lambda \left(R(n) + \frac{Q(n)}{4} \right) + (1 - \lambda) S_2(n) \right] \right) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) S_2(n)$$

$$S_3(n+1) = \frac{1}{N_1} \left(\frac{1}{2} \frac{T_3(n)}{2} + \frac{1}{2} \left[\lambda \frac{Q(n)}{2} + (1 - \lambda) S_3(n) \right] \right) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) S_3(n)$$

$$S_j(n+1) = \frac{1}{N_1} \left(\frac{1}{2} \times \frac{T_j(n)}{2} + \frac{1}{2} \times (1 - \lambda) S_j(n) \right) + \left(1 - \frac{1}{N_1} \right) S_j(n) \quad ; \quad j = \{4, 5, \text{ ou } 6\}$$

Vérifions que $p(n)$ est indépendant de n :

$$\begin{aligned} p(n+1) &= T_1(n+1) + \frac{T_3(n+1)}{2} + T_4(n+1) + \frac{T_5(n+1)}{2} \\ &= \lambda \left(P(n) + \frac{Q(n)}{2} \right) + (1 - \lambda) \left[S_1(n) + \frac{S_3(n)}{2} + S_4(n) + \frac{S_5(n)}{2} \right] \end{aligned}$$

$$= \lambda p(n) + (1 - \lambda) p(n) = p(n) \quad ; \quad p(n) = p \text{ quel que soit } n.$$

Les invariants sont les mêmes que ceux de la panmixie. Les équations peuvent donc être écrites sous la forme :

$$T_1(n+1) = \lambda \left(p - \frac{Q(n)}{4} \right) + (1 - \lambda) S_1(n)$$

$$T_2(n+1) = \lambda \left(q - \frac{Q(n)}{4} \right) + (1 - \lambda) S_2(n)$$

$$T_3(n+1) = \lambda \frac{Q(n)}{2} + (1 - \lambda) S_2(n)$$

$$T_i(n+1) = (1 - \lambda) S_i(n) \quad \text{et en arrangeant les termes}$$

$$S_1(n+1) = \frac{T_1(n)}{4N_1} + \left(1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}\right) S_1(n) + \frac{\lambda}{2N_1} \left(p - \frac{Q(n)}{4}\right) + \frac{p}{4N_1}$$

$$S_2(n+1) = \frac{T_2(n)}{4N_1} + \left(1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}\right) S_2(n) + \frac{\lambda}{2N_1} \left(q - \frac{Q(n)}{4}\right) + \frac{q}{4N_1}$$

$$S_3(n+1) = \frac{T_3(n)}{4N_1} + \left(1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}\right) S_3(n) + \frac{\lambda}{2N_1} \frac{Q(n)}{2}$$

$$S_j(n+1) = \frac{T_j(n)}{4N_1} + \left(1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}\right) S_j(n)$$

Les solutions de $T_i(n)$, $S_i(n)$ sont de même forme et très faciles à déterminer pour $i = \{4, 5 \text{ ou } 6\}$.

Nous verrons que leur détermination explicite est inutile. Supposons-les connues.

Essayons alors de déterminer $\{T_3(n), S_3(n)\}$

$$\text{III} \quad \begin{cases} T_3(n+1) = (1 - \lambda) S_3(n) + \lambda \frac{Q(n)}{2} \\ S_3(n+1) = \frac{T_3(n)}{4N_1} + \left(1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}\right) S_3(n) + \frac{\lambda}{2N_1} \times \frac{Q(n)}{2} \end{cases}$$

Cherchons pour commencer une solution particulière, notée $t(n)$, $s(n)$ en remarquant que $Q(n) = T_3(n) + T_5(n)$.

Essayons comme solution particulière $t(n) = -T_5(n)$ et $s(n) = -S_5(n)$.

Dans ce cas $Q(n) = 0$ quel que soit n , par conséquent le système III se réduit au système :

$$\begin{cases} t(n+1) = (1 - \lambda) s(n) \\ s(n+1) = \frac{t(n)}{4N_1} + (1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}) s(n) \end{cases}$$

qui est justement celui que vérifie $(T_5(n), S_5(n))$. Comme $(t(n), s(n))$ est proportionnel à $(T_5(n), S_5(n))$ il vérifie bien ce système, donc le couple $(t(n), s(n))$ choisi est bien une solution particulière du système complet.

Cherchons alors la solution générale de ce système sous la forme $T_3(n) = t(n) + t'(n)$ et $S_3(n) = s(n) + s'(n)$, $t'(n)$ et $s'(n)$ étant à déterminer. $t'(n), s'(n)$ est la solution générale de :

$$\text{III}' \begin{cases} t'(n+1) = (1 - \lambda) s'(n) + \frac{\lambda t'(n)}{2} \\ s'(n+1) = \frac{t'(n)}{4N_1} + (1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}) s'(n) + \frac{\lambda}{2N_1} \frac{t'(n)}{2} \end{cases}$$

soit :

$$\begin{cases} t'(n+1) = \frac{\lambda}{2} t'(n) + (1 - \lambda) s'(n) \\ s'(n+1) = \frac{1+\lambda}{4N_1} t'(n) + (1 - \frac{1+\lambda}{2N_1}) s'(n) \end{cases}$$

On sait résoudre ce système. Les solutions sont de la forme $s'(n) = A s_1^n + B s_2^n$; $t'(n) = C s_1^n + D s_2^n$ avec s_1 et s_2 racines de l'équation :

$$s^2 - s \left(\frac{\lambda}{2} + 1 - \frac{1+\lambda}{2N_1} \right) - \frac{1 - \lambda^2}{4N_1} = 0.$$

Il reste encore à calculer A, B, C, D à partir des conditions initiales. Or :

$$2Q(n) = T_3(n) + T_5(n) = t'(n) + t(n) + T_5(n).$$

Comme par hypothèse $t(n) + T_5(n) = 0$, il reste :

$$2Q(n) = t'(n)$$

C et D sont calculés en posant $t'(0) = 2Q(0)$; $t'(1) = 2Q(1)$.

Sachant que $P(n) + Q(n) = p$, nous avons aussitôt :

$$\boxed{P(n) = p - \frac{t'(n)}{2}} \quad \text{et de même} \quad \boxed{R(n) = q - \frac{t'(n)}{2}}$$

L'évolution de la population est donc directement exprimée en fonction de n .

Cette brève étude permet donc de calculer complètement l'évolution probable de la population homogame considérée, sans toutefois apporter d'indications nouvelles sur les moments du 2ème ordre.

Elle montre en outre qu'effectivement $p_1(n) \neq p_3(n)$, en en donnant leur expression exacte.

A N N E X E I I

Procédé ayant servi à simuler l'évolution de 400 populations indépendantes, comportant à chaque génération un mâle et une femelle reproducteurs, et soumis à une loi d'homogamie génotypique dans 70 % des cas ($\lambda = 0,7$) le choix des conjoints se réalisant au hasard dans les autres cas (30 %).

Il est impossible d'appliquer le procédé utilisé pour les 100 populations indépendantes décrites précédemment, car il faut une ligne des tables de FISHER par génération, et les tables ne comportent en tout que $6 \times 50 = 300$ lignes.

Il faut donc adopter un processus laissant moins de chiffres inutilisés.

Nous utiliserons à nouveau les tables V et VI de FISHER, mais en suivant un nouvel itinéraire distinct du premier : nous descendons les colonnes les unes après les autres; quand la table V sera complètement utilisée, nous passerons à la table VI.

Nous partons toujours de la même population infinie panmictique de structure :

$$P(0) = 0,25 \quad ; \quad 2Q(0) = 0,50 \quad ; \quad R(0) = 0,25$$

A. GENERATIONS ZYGOTIQUES UTILES ZERO : 1ère à 15ème colonnes à 2 chiffres.

Choix des mâles* reproducteurs des générations zygotiques utiles zéro.

En descendant les huit premières colonnes de deux chiffres de la table V, nous décidons comme précédemment de prendre des mâles de génotype A quand nous tombons sur un nombre compris entre 1 et 25, de génotype H quand nous tombons sur un nombre compris entre 26 et 75, et de génotype Z quand nous tombons sur un nombre compris entre 76 et 100 (le nombre 00 étant assimilé à 100).

Nous trouvons ainsi 99 mâles A, 201 mâles H, 100 mâles Z.

Nous ordonnons d'abord les A, puis les H, puis les Z, et nous décidons de la façon dont ils vont choisir leur femelle.

* Nous prenons les mâles comme zygotes libres, les femelles comme zygotes liés pour des raisons de commodité, puisque leur rôle est indiscernable.

Choix des types de couples que formeront ces mâles.

En descendant les huit colonnes à un chiffre suivantes, nous décidons d'apparier homogamiquement ces mâles à une femelle quand nous tombons sur un nombre compris entre 1 et 7, et panmictiquement quand nous tombons sur un nombre compris entre 8 et 10 (c'est-à-dire sur 8, 9 ou 0, 0 étant assimilé à 10). Nous trouvons ainsi que :

- 31 des 99 mâles A choisiront leur femelle panmictiquement
- 64 des 201 mâles H choisiront leur femelle panmictiquement
- 33 des 100 mâles Z choisiront leur femelle panmictiquement.

Il y aura donc déjà : $99 - 31 = 68$ couples A x A
 $201 - 64 = 137$ couples H x H
 $100 - 33 = 67$ couples Z x Z au moins.

Il reste $31 + 64 + 33 = 128$ mâles à qui il faut choisir une femelle.

Nous reprenons alors des colonnes de deux chiffres pour déterminer quelles seront ces femelles : nous descendons la 13^e, puis la 14^e, puis la 15^e colonne à deux chiffres.

Choix des femelles.

Les 31 premiers nombres de ces colonnes donnent 8 fois A, 15 fois H, 8 fois Z; les 64 nombres suivants donnent 15 fois A, 34 fois H, 15 fois Z, et enfin les 33 nombres suivants donnent 7 fois A, 18 fois H, 8 fois Z.

Le nombre de couples géniteurs de type

A x A sera	$68 + 8 =$	76
A x H sera	$15 + 15 =$	30
A x Z sera	$8 + 7 =$	15
H x H sera	$137 + 34 =$	171
H x Z sera	$15 + 18 =$	33
Z x Z sera	$67 + 8 =$	75

Total : 400 couples constituant les 400 générations zygotiques utiles zéro des 400 populations indépendantes distinctes dont nous allons étudier l'évolution.

Structure moyenne de leur descendance :

$$P = \frac{1}{400} \times (76 + \frac{1}{2} \times 30 + \frac{1}{4} \times 171) \quad \simeq \quad 33,4$$

$$2Q = \frac{1}{400} \times (15 + \frac{1}{2} \times 30 + \frac{1}{2} \times 171 + \frac{1}{2} \times 33) \simeq 33$$

$$R = \frac{1}{400} \times (75 + \frac{1}{4} \times 171 + \frac{1}{2} \times 33) \simeq 33,6$$

B. GENERATIONS 2 SORTIQUES JUILLES CV : 16ème a 25ème colonnes à deux chiffres

Choix des couples des générations végétales utilisées un.

Les couples $A \times A$ ne donnent que des descendants A , leur descendance est donc fixée
Les couples $Z \times Z$ ne donnent que des descendants Z , leur descendance est donc fixée
Les couples $A \times Z$ ne donnent que des descendants H , les couples que l'on peut en tirer sont donc ceux du type $Z \times H$, sans aucune "intervention du hasard".

Il reste donc 171 couples H x H, dont la structure probable de la descendance est $P = 0,25$, $2Q = 0,50$, $R = 0,25$, 30 couples A x H dont cette structure est $P = 0,50$, $2Q = 0,50$, $R = 0$, et 33 couples H x Z dont cette structure est $P = 0$, $2Q = 0,50$, $R = 0,50$. donc il faut fixer un couple géniteur (générations zygotiques utiles un) des deuxième générations.

Pour les descendants des 171 couples H x H.

Nous procédons comme pour les 400 premiers couples géniteurs, en choisissant les mâles grâce aux nombres de deux chiffres des colonnes de deux chiffres numéros 16, 17, 18 et 19. Nous trouvons 48 mâles A, 77 mâles H, 46 mâles Z.

Le choix des types de couples que formeront ces mâles est déterminé par les nombres à un chiffre indiqués dans les quatre colonnes à un chiffre suivantes.

Nous trouvons ainsi que 15 des 48 mâles A choisissent leur femelle panmixtiqnement
23 des 77 mâles H choisissent leur femelle panmixtiqnement
11 des 46 mâles Z choisissent leur femelle panmixtiqnement

Les autres forment des couples homogames (33 A x A, 54 H x H, 35 Z x Z). Parmi les

15 mâles A, 1 choisit une femelle A, 9 choisissent une femelle H et 5 une femelle Z
23 mâles H, 6 " une femelle A, 9 " une femelle H et 8 une femelle Z
11 mâles Z, 1 " une femelle A, 8 " une femelle H et 2 une femelle Z

Ce choix est déterminé par les nombres de deux chiffres de la colonne de deux chiffres suivante (colonne 22).

Les 171 couples descendants des 171 couples H x H se répartissent donc ainsi:

33 + 1 = 34 A x A ; 9 + 6 = 15 A x H ; 5 + 1 = 6 A x Z ; 54 + 9 = 63 H x H ;
8 + 8 = 16 H x Z ; 35 + 2 = 37 Z x Z.

Pour les descendants des 30 couples A...

Nous prenons la colonne à un chiffre suivant la dernière de deux chiffres utilisée.

Chaque fois que nous tirons un nombre impair, le mâle sera choisi A.
Chaque fois que nous tirons un nombre pair, le mâle sera choisi H.

Nous tirons donc 9 mâles A et 21 mâles H. Les chiffres de la colonne suivante nous indiquent quels types de couples sont réalisés :

3 des 9 mâles A choisissent leur femelle au hasard, 6 homogamiquement
10 des 21 mâles H choisissent leur femelle au hasard, 11 homogamiquement

La parité des chiffres de la colonne suivante détermine le génotype des femelles choisies comme conjoint.

Parmi les 3 mâles A indiqués, 3 choisissent une femelle A, 0 une femelle H.
Parmi les 10 mâles H indiqués, 5 choisissent une femelle A, 5 une femelle H.

Les 30 couples descendant des 30 couples A x H se répartissent donc ainsi :
 $6 + 3 = 9$ A x A ; $0 + 5 = 5$ A x H ; $11 + 5 = 16$ H x H ; $9 + 5 + 16 = 30$.

Pour les descendants des 33 couples H x Z.

Nous prenons la colonne à un chiffre suivant la dernière utilisée (3ème avant la dernière de la table V).

Chaque fois que nous tirons un chiffre impair, le mâle sera de type H.
Chaque fois que nous tirons un chiffre pair, le mâle sera de type Z.

Nous tirons donc 18 mâles H et 15 mâles Z. L'avant-dernière colonne à un chiffre nous détermine le type des couples à former.

6 des 18 mâles H choisissent leur femelle au hasard, 12 homogamiquement
4 des 15 mâles Z choisissent leur femelle au hasard, 11 homogamiquement.

La dernière colonne à un chiffre nous permet de choisir les femelles.

Parmi les 6 mâles H, 3 choisissent une femelle H, 3 une femelle Z.
Parmi les 4 mâles Z, 2 choisissent une femelle H, 2 une femelle Z.

Les 33 couples descendant des 33 couples H x Z se répartissent donc ainsi.
 $12 + 3 = 15$ H x H ; $3 + 2 = 5$ H x Z ; $11 + 2 = 13$ Z x Z.

Les 400 couples géniteurs, qui sont les 400 générations zygotiques utiles un, se répartissent donc ainsi :

A x A : 76 + 34 + 9 =	119	H x H : 15 + 63 + 16 + 15 =	109
A x H : 15 + 5 =	20	H x Z : 16 + 5 =	21
A x Z : 6 =	6	Z x Z : 75 + 37 + 13 =	125

le total fait bien 400.

La structure moyenne de la descendance de ces générations zygotiques utiles est :

$$P = \frac{1}{400} \times (119 + \frac{1}{2} \times 20 + \frac{1}{4} \times 109) \approx 0,391$$

$$2Q = \frac{1}{400} \times (6 + \frac{1}{2} \times 20 + \frac{1}{2} \times 109 + \frac{1}{2} \times 21) \approx 0,203$$

$$R = \frac{1}{400} \times (125 + \frac{1}{4} \times 109 + \frac{1}{2} \times 21) \approx 0,407$$

C. GÉNÉRATIONS ZYGOTIQUES UTILES DEUX : colonnes 1 à 14, table VI.

Nous allons procéder presque exactement comme en B., c'est-à-dire que nous allons déterminer quels seront les couples géniteurs descendant des 109 couples H x H, ceux issus des 20 couples A x H, ceux des 21 couples H x Z. Nous savons en effet que les couples de types A x A, Z x Z et A x Z ont des descendance homogènes, le génotype de leurs descendants étant respectivement A, Z et H.

Couples géniteurs descendant des 109 couples H x H.

Nous utilisons les 109 premiers nombres de deux chiffres des 3 premières colonnes de deux chiffres de la table VI pour choisir les mâles.

Cela nous donne 29 mâles A, 56 mâles H et 24 mâles Z.

Les 3 colonnes à un chiffre suivantes nous indiquent comment ces mâles choisissent leur femelle :

- 8 des 29 mâles A le choisissent au hasard, 21 homogamiquement.
- 11 des 56 mâles H le choisissent au hasard, 45 homogamiquement.
- 8 des 24 mâles Z le choisissent au hasard, 16 homogamiquement.

La colonne à un chiffre suivante est laissée inutilisée. La colonne à deux chiffres suivante (la 6ème) nous permet de choisir les femelles. Parmi les

- 8 mâles A, 2 choisissent une femelle A, 4 une femelle H, 2 une femelle Z
- 11 mâles H, 3 choisissent une femelle A, 5 une femelle H, 3 une femelle Z.
- 8 mâles Z, 3 choisissent une femelle A, 1 une femelle H, 4 une femelle Z.

Les couples géniteurs issus des 109 couples H x H se répartissent donc ainsi :

$$21 + 2 = 23 \text{ A} \times \text{A} ; 4 + 3 = 7 \text{ A} \times \text{H} ; 2 + 3 = 5 \text{ A} \times \text{Z} ; 45 + 5 = 50 \text{ H} \times \text{H} ; 3 + 1 = 4 \text{ H} \times \text{Z} ; 16 + 4 = 20 \text{ Z} \times \text{Z}$$

Couples géniteurs descendant des 20 couples A x H et des 21 couples H x Z.

De façon à ne pas laisser trop de chiffres inutilisés, nous avons contracté dans les mêmes deux colonnes suivantes toutes les opérations suivantes:

- Choix des mâles géniteurs issus des 20 couples A x H : 13ème colonne à 1 chiffre
20 premiers chiffres.

Tout nombre compris entre 1 et 5 donne un mâle A)
Tout nombre compris entre 6 et 10 donne un mâle H) soit 10 mâles A, 10 mâles H

- Choix des mâles géniteurs issus des 21 couples H x Z : 13ème colonne à 1 chiffre
21 chiffres suivants.

Tout nombre compris entre 1 et 5 donne un mâle H)
Tout nombre compris entre 6 et 10 donne un mâle Z) soit 11 mâles H, 10 mâles Z

Dans la 14ème colonne à un chiffre, les 20 premiers chiffres nous indiquent comment les mâles issus des couples A x H choisissent leurs femelles, les 21 chiffres suivants comment les mâles issus des couples H x Z choisissent les leurs.

- . 4 des 10 mâles A issus des couples A x H choisissent leur femelle au hasard, 6 homogamiquement.
- . 3 des 10 mâles H issus des couples A x H choisissent leur femelle au hasard, 7 homogamiquement.
- . 2 des 11⁰ mâles H issus des couples H x Z choisissent leur femelle au hasard, 9 homogamiquement.
- . 2 des 10 mâles Z issus des couples H x Z choisissent leur femelle au hasard, 8 homogamiquement.

Le bas de la colonne 13 indique comment ces 4 mâles A et 3 mâles H ont choisi leur femelle (toutes les femelles choisies sont A).

Le bas de la colonne 14 indique comment ces 2 mâles H et 2 mâles Z ont choisi leur femelle : les 2 mâles H ont choisi une femelle Z, un des mâles Z a choisi une femelle H, l'autre une femelle Z.

Les 20 couples descendant des 20 couples A x H se répartissent donc ainsi :
 $6 + 4 = 10$ A x A ; 3 A x H ; 7 H x H. $10 + 3 + 7 = 20$.

Les 21 couples descendant des 21 couples H x Z se répartissent donc ainsi :
 9 H x H ; $2 + 1 = 3$ H x Z ; $8 + 1 = 9$ Z x Z. $9 + 3 + 9 = 21$.

Les 400 couples géniteurs, qui sont les 400 générations zygotiques utiles deux, se répartissent donc ainsi :

A x A :	119 + 23 + 10 =	152	H x H :	6 + 50 + 7 + 9 =	72
A x H :	7 + 3 =	10	H x Z :	4 + 3 =	7
A x Z :	5 =	5	Z x Z :	125 + 20 + 9 =	154

Le total fait bien 400.

La structure moyenne de leur descendance est :

$$A : \frac{1}{400} (152 + \frac{1}{2} \times 10 + \frac{1}{4} \times 72) = 0,437$$

$$H : \frac{1}{400} (5 + \frac{1}{2} \times 10 + \frac{1}{2} \times 72 + \frac{1}{2} \times 7) = 0,124$$

$$Z : \frac{1}{400} (154 + \frac{1}{4} \times 72 + \frac{1}{2} \times 7) = 0,438$$

D. GENERATIONS ZYGOTIQUES UTILES TROIS : colonnes 15 à 23.

Nous procédons maintenant exactement comme en C.

Couples descendant des 12 couples H x H.

Mâles : déterminés par les 8^è et 9^è colonnes de deux chiffres de la table VI.
On tire 15 mâles A, 41 mâles H, 16 mâles Z.

Les deux colonnes à un chiffre suivantes (qui forment la 10^è colonne à 2 chiffres) permettent de déterminer comment ils choisissent leur femelle.

5 mâles A la choisissent au hasard, 10 homogamiquement.
13 mâles H la choisissent au hasard, 28 homogamiquement.
1 mâle Z la choisit au hasard, 15 homogamiquement.

La 11^è colonne à deux chiffres détermine les femelles.

Parmi les 5 mâles A, 2 choisissent une femelle A, 3 une femelle H,
Parmi les 13 mâles H, 3 choisissent une femelle A, 7 une femelle H, 3 une femelle Z,
Enfin le mâle Z choisit une femelle H.

Les 72 couples géniteurs issus des 72 couples H x H se répartissent ainsi :
 $10 + 2 = 12$ A x A ; $3 + 3 = 6$ A x H , zéro A x Z . $28 + 7 = 35$ H x H ;
 $3 + 1 = 4$ H x Z ; $15 + 0 = 15$ Z x Z. $12 + 6 + 35 + 4 + 15 = 72$.

Couples descendant des 10 couples A x H et des 7 couples H x Z.

Procédons en suivant la colonne à un chiffre suivante, selon les critères de choix définis en B.

On tire 2 mâles A et 8 mâles H des couples A x H
On tire 5 mâles H et 2 mâles Z des couples H x Z.

En suivant toujours cette 23^è colonne, on voit qu'1 mâle A choisit sa femelle au hasard, l'autre homogamiquement, que tous les mâles H issus des couples A x H choisissent leur femelle homogamiquement, qu'un des mâles H issus des couples H x Z choisit sa femelle au hasard, les quatre autres ainsi que les deux Z la choisissent homogamiquement.

En suivant cette 23^è colonne, on constate que le mâle A a choisi une femelle A et le mâle H une femelle H, donc :

- . les 10 couples géniteurs issus des 10 couples A x H se répartissent ainsi :
2 A x A ; 8 H x H.
- . les 7 couples géniteurs issus des 7 couples H x Z se répartissent ainsi :
5 H x H ; 2 Z x Z.

Les 400 couples géniteurs qui sont les 400 générations zygotiques utiles trois se répartissent donc ainsi :

$$\begin{array}{ll} A \times A : 152 + 2 + 12 = 166 & H \times H : 8 + 35 + 5 + 5 = 53 \\ A \times H : 6 = 6 & H \times Z : 4 + 0 = 4 \\ A \times Z : 0 = 0 & Z \times Z : 154 + 15 + 2 = 171 \end{array}$$

$$166 + 6 + 53 + 4 + 171 = 400$$

La structure moyenne de leurs descendants est :

$$P = \frac{1}{400} (166 + \frac{1}{2} \times 6 + \frac{1}{4} \times 53) = 0,456$$

$$2Q = \frac{1}{400} \left(\frac{1}{2} \times 6 + \frac{1}{2} \times 53 + \frac{1}{2} \times 4 \right) = 0,079$$

$$R = \frac{1}{400} (171 + \frac{1}{4} \times 53 + \frac{1}{2} \times 4) = 0,465$$

E. GENERATIONS ZYGOTIQUES STILES QUATRE : colonnes à un chiffre 25 à 31, table VI.

Les couples descendant des 53 couples H x H sont constitués comme suit :

Le choix des mâles est défini par les 53 premiers nombres de deux chiffres tirés 14è et 15è colonnes à deux chiffres de la table VI.

On trouve 16 mâles A, 27 mâles H, 10 mâles Z.

Les colonnes à un chiffre 29 et 30 indiquent comment s'accouplent ces mâles :

5 mâles A choisissent une femelle au hasard, les 11 autres homogamiquement
8 mâles H choisissent une femelle au hasard, les 19 autres homogamiquement
4 mâles Z choisissent une femelle au hasard, les 6 autres homogamiquement

On reprend alors la 15è colonne à deux chiffres pour donner une femelle aux mâles.

Parmi les 5 mâles A, 2 choisissent une femelle A, 3 une femelle H
Parmi les 8 mâles H, 3 choisissent une femelle A, 3 une femelle H, 2 une femelle Z
Parmi les 4 mâles Z, 2 choisissent une femelle A, 2 une femelle H.

Les 53 couples géniteurs issus des 53 couples H x H se répartissent donc ainsi :

$$11 + 2 = 13 A \times A; \quad 3 + 3 = 6 A \times H; \quad 2 A \times Z; \quad 19 + 3 = 22 H \times H; \quad 2 + 2 = 4 H \times Z; \quad 6 Z \times Z.$$

$$13 + 6 + 2 + 22 + 4 + 6 = 53.$$

Les couples descendant des 6 couples A x H et des 4 couples H x Z sont constitués comme suit :

Tous les choix sont faits à partir de la 31^è colonne de la table VI.

On tire 4 mâles A et 2 mâles H des 6 couples A x H

On tire 3 mâles H et 1 mâle Z des 4 couples H x Z

Un mâle A tiré d'un couple A x H choisit sa femelle au hasard, tous les autres mâles issus des couples A x H choisissent leur femelle homogamiquement.

Le mâle Z tiré d'un couple H x Z choisit sa femelle au hasard, les autres mâles issus des autres couples H x Z choisissent leur femelle homogamiquement.

Le mâle A indiqué ci-dessus a choisi une femelle H, le mâle Z une femelle Z, donc les 6 couples descendant des 6 couples A x H se répartissent comme suit : 3 A x A; 1 A x H; 2 H x H; les 4 couples descendant des 4 couples H x Z se répartissent comme suit : 3 H x H; 1 Z x Z.

Les 400 couples géniteurs qui sont les 400 générations zygotiques utiles quatre se répartissent ainsi :

$$\begin{array}{ll}
 A \times A : 166 + 13 + 3 & = 182 \\
 A \times H : 6 + 1 & = 7 \\
 A \times Z : 2 & = 2 \\
 H \times H : 0 + 22 + 2 + 3 & = 27 \\
 H \times Z : 4 & = 4 \\
 Z \times Z : 171 + 6 + 1 & = 178
 \end{array}$$

La structure moyenne de leurs descendants est :

$$P = \frac{1}{400} \left(182 + \frac{1}{2} \times 7 + \frac{1}{4} \times 27 \right) = 0,481$$

$$2Q = \frac{1}{400} \left(2 + \frac{1}{2} \times 7 + \frac{1}{2} \times 27 + \frac{1}{2} \times 4 \right) = 0,052$$

$$R = \frac{1}{400} \left(178 + \frac{1}{4} \times 27 + \frac{1}{2} \times 4 \right) = 0,467$$

Nous pouvons rassembler dans un tableau l'ensemble de ces résultats :

Génération	0	1	2	3	4	5
P	25	33,4	39,1	43,7	45,6	48,1
2Q	50	33,0	20,3	12,4	7,9	5,2
R	25	33,6	40,7	43,8	46,5	46,5

A N N E X E III

Chaque génération zygotique utile compte 20 mâles et 20 femelles tirés au hasard de leur génération. Les femelles sont divisées en deux lots : le premier comporte 20 $(1 - \lambda)$ femelles qui seront fécondées panmictiquement par les 20 mâles cités plus haut; le second comporte les 20 λ femelles restantes qui seront accouplées à 20 mâles pure A/A exogènes (λ est choisi de façon que 20λ soit entier et compris entre 1 et 20).

Nous effectuons trois expériences, chacune sur cinq populations indépendantes.

Pour la 1 ^{ère} expérience	$\lambda = 0,1$	donc	$20\lambda = 2$	, $20 \times (1 - \lambda) = 18$
Pour la seconde	$\lambda = 0,2$	donc	$20\lambda = 4$	, $20 \times (1 - \lambda) = 16$
Pour la troisième	$\lambda = 0,4$	donc	$20\lambda = 8$	, $20 \times (1 - \lambda) = 12$.

La première expérience est effectuée à l'aide de la table I de nombres au hasard de FISHER (page 134), la seconde à l'aide de la table II (page 135), la troisième à l'aide de la table IV (page 137).

Comme nous partons d'une population où tous les zygotes sont Z, le choix de la première génération zygotique utile est déterminé sans ambiguïté. (En effet $P(1) = Q(1) = 0$; $R(1) = 1$).

La structure de sa descendance (qui est supposée très grande) est elle aussi certaine ($P(2) = 0$, $2Q(2) = \lambda$, $R(2) = 1 - \lambda$).

Nous avons donc besoin de la table pour fabriquer les générations zygotiques utiles, seulement à partir des deuxièmes générations.

PRINCIPE DE LA METHODE.

Supposons que nous ayons à tirer la $n^{\text{è}}$ génération zygotique utile de la $n^{\text{è}}$ génération dont la structure est $P(n)$, $2Q(n)$, $R(n)$.

Nous allons pour cela utiliser les lignes de la table de FISHER, deux lignes par génération, la première servant à tirer les femelles, la seconde à tirer les mâles.

Nous nous arrêtons à la 6^è génération de chaque population indépendante, il nous faut donc 10 lignes pour chaque population. Comme nous faisons 5 fois l'expérience, il nous faut 50 lignes, donc toute la table.

Les 10 premières lignes servent à la 1ère population, les 10 suivantes à la 2ème, etc... et les 10 dernières à la 5ème. Nous prenons simplement les lignes les uns après les autres.

Tirage des femelles.

Prenons la 1ère ligne non encore utilisée. Deux chiffres formant un nombre compris entre 01 et 100 (on assimile 00 à 100).

Si nous tombons sur un nombre compris entre 1 et $100 \times R(n)$ la femelle sera choisie du type Z, si le nombre est compris entre $100 \times R(n) + 1$ et $100 [R(n) + 2Q(n)]$ la femelle sera choisie du type H, et si ce nombre est compris entre $100 [R(n) + 2Q(n)]$ et 100, elle sera choisie du type A^(*).

Les 20λ dernières femelles choisies sont isolées pour être accouplées à des mâles A (soit 2 femelles pour $\lambda = 0,1$, 4 pour $\lambda = 0,2$, 8 pour $\lambda = 0,4$).

Tirage des mâles.

Nous prenons la ligne suivante et nous répétons le même processus (sans toutefois séparer les mâles en deux lots).

Nous avons donc tiré un premier lot de m_1 femelles Z, n_1 femelles H, p_1 femelle A, avec $m_1 + n_1 + p_1 = 20 \times (1 - \lambda)$ qui vont s'accoupler panmictiquement avec les m_2 mâles Z, n_2 mâles H et p_2 mâles A, choisis selon le procédé indiqué ci-dessus ($m_2 + n_2 + p_2 = 20$).

(*) Nous nous trouvons fréquemment dans la situation où $100 R(n)$, $100 (R(n) + 2Q(n))$ ne sont pas entiers.

Nous prenons alors la partie entière R de $100 R(n)$, la partie entière 2Q de $100 \times 2Q(n)$, et la partie entière P de $100 P(n)$.

Si nous tombons :

- sur un nombre compris entre 01 et R, le zygote sera choisi Z,
 - sur un nombre compris entre R + 1 et R + 2Q, le zygote sera choisi H,
 - et sur un nombre compris entre R + 2Q + 1 et R + 2Q + P, le zygote sera A.
- Selon l'importance des parties décimales, $R + 2Q + P = 98$ ou $R + 2Q + P = 99$.

Si nous tombons alors sur un des nombres supérieurs à R + 2Q + P (99 et 00 dans le 1er cas, 00 dans le second), le choix du zygote sera défini par les derniers chiffres de la ligne, selon un critère simple.

En outre, nous avons aussi tiré un second lot m' femelles Z, n' femelles H et p' femelles A ($m' + n' + p' = 20\lambda$) qui seront accouplées à des mâles exogènes purs A.

Avec le lot 1 nous pouvons faire 6 types de couples (en ne distinguant pas le rôle du mâle et celui de la femelle). En face de chaque type, nous pouvons inscrire le nombre x_i de manières de le réaliser :

$$\begin{array}{ll} Z \times Z : m_1 m_2 & = x_1 \\ Z \times H : m_1 n_2 + m_2 n_1 & = x_2 \\ Z \times A : m_1 p_2 + m_2 p_1 & = x_3 \\ H \times H : n_1 n_2 & = x_4 \\ H \times A : n_1 p_2 + n_2 p_1 & = x_5 \\ A \times A : p_1 p_2 & = x_6 \end{array}$$

La probabilité qu'un zygote soit issu d'un de ces types de couples est le nombre de manières possibles x_i de fabriquer ce type, divisé par le nombre total de couples faisables ($20 \times 20 (1 - \lambda)$). Donc cette probabilité est :

$$\frac{x_i}{400 (1 - \lambda)} = \text{Pr}(i)$$

Avec le lot 2 nous pouvons faire trois types de couples. En face de chacun nous pouvons inscrire le nombre y_i de manières de le réaliser :

$$\begin{array}{ll} Z \times A : m' \times k = y_3 & \text{posons en outre } y_1 = 0 \\ H \times A : n' \times k = y_5 & y_2 = 0 \\ A \times A : p' \times k = y_6 & y_4 = 0 \end{array}$$

k étant le nombre de mâles A servant à féconder les 20λ femelles de ce lot.

La probabilité qu'un zygote soit issu d'un de ces types de couples est le nombre de manières possibles y_i de fabriquer ce type, divisé par le nombre total de couples faisables : $k \times 20\lambda$. Donc cette probabilité est :

$$\frac{y_i}{20 \times k \times \lambda} = \text{Pr}(i)$$

Considérons maintenant un zygote appartenant à la réunion des descendances de ces deux lots.

La probabilité qu'il descende d'un couple du 1er lot est $1 - \lambda$, celle qu'il descende d'un couple du 2è lot est λ . Donc la probabilité qu'il descende d'un type de couple donné est :

$$(1 - \lambda) \times \frac{x_i}{400 (1 - \lambda)} + \lambda \times \frac{y_i}{20 \times k \times \lambda} = \frac{x_i}{400} + \frac{y_i}{20 k}$$

mais nous voyons que y_i contient toujours k en facteur, donc la valeur de k est arbitraire (mais différente de zéro), pour simplifier les calculs nous allons évidemment prendre $k = 20$. Donc, nous pouvons d'emblée écrire la probabilité qu'un descendant descende des types de couples inscrits ci-dessous, à partir du tableau suivant :

type	Z	H	A	Z	H	A
$\bar{0}$	m_1	n_1	p_1	m'	n'	p'
$0'$	m_2	n_2	p_2	0	0	20

$$Z \times Z : \frac{m_1 m_2}{400} = \text{Pr}(Z \times Z) \quad H \times H : \frac{n_1 n_2}{400} = \text{Pr}(H \times H)$$

$$Z \times H : \frac{m_1 n_2 + m_2 n_1}{400} = \text{Pr}(Z \times H) \quad H \times A : \frac{n_1 p_2 + n_2 p_1 + 20 n'}{400} = \text{Pr}(H \times A)$$

$$Z \times A : \frac{m_1 p_2 + m_2 p_1 + 20 m'}{400} = \text{Pr}(Z \times A) \quad A \times A : \frac{p_1 p_2 + 20 p'}{400} = \text{Pr}(A \times A)$$

La structure probable de la génération suivante sera donc, en l'absence de facteurs incontrôlés :

$$R(n+1) = \text{Pr}(Z \times Z) + \frac{1}{2} \text{Pr}(Z \times H) + \frac{1}{4} \text{Pr}(H \times H)$$

$$2Q(n+1) = \text{Pr}(Z \times A) + \frac{1}{2} \text{Pr}(Z \times H) + \frac{1}{2} \text{Pr}(H \times H) + \frac{1}{2} \text{Pr}(H \times A)$$

$$P(n+1) = \text{Pr}(A \times A) + \frac{1}{4} \text{Pr}(H \times H) + \frac{1}{2} \text{Pr}(H \times A)$$

La structure de la génération $n+1$, qui est considérée comme très nombreuse, est donc définie par le choix de la n^{e} génération zygotique utile tirée de la n^{e} génération. Nous avons donc pu par ce procédé passer de la génération n à la génération $n+1$; en répétant l'opération, nous pouvons simuler analogiquement l'évolution d'une population soumise aux lois d'appariement définies pour cette expérience.

A N N E X E IV

Etablissement des équations de passage, dans le cas où les N_1 mâles purs A/A sont dispersés dans la population P.

Les équations de récurrence des F_i sont celles données dans la troisième partie.

$$\begin{aligned} F_1(n+1) &= \lambda (P(n) + Q(n)) + (1 - \lambda) \phi_1(n) \\ F_2(n+1) &= \lambda (Q(n) + R(n)) + (1 - \lambda) \phi_2(n) \\ F_3(n+1) &= \lambda \times 0 + (1 - \lambda) \phi_3(n) \end{aligned}$$

Equations de récurrence des ϕ_i

Soient deux zygotes I et J tirés au hasard de la $(n+1)^{\text{e}}$ génération, et un gène pris dans chacun d'eux (G_I et G_J).

- Ces deux zygotes peuvent tous deux avoir un père tiré de P' (donc pur A/A) : probabilité λ^2 .

Les deux gènes peuvent tous deux provenir du père (probabilité 1/4), ils sont dans ce cas isocontraints (tous deux A).

L'un des deux gènes peut provenir du père, il est donc A, l'autre de la mère (probabilité 1/2), dans ce cas ils seront toujours isocontraints, si la mère est A/A (probabilité $P(n)$), une fois sur deux isocontraints, une fois sur deux hétérocontraints si la mère est A/Z (probabilité $2Q(n)$), toujours hétérocontraints si la mère est Z/Z (probabilité $R(n)$).

Ces deux gènes peuvent enfin tous deux provenir de la mère (probabilité 1/4). La mère peut être commune (probabilité $1/N_2$). Dans ce cas, les deux gènes sont soit issus du même gène maternel, ils sont alors isocontraints (probabilité 1/2), soit issus des deux gènes homologues (probabilité 1/2), ils sont alors dans le même état de contrainte que ces deux gènes. Si la mère n'est pas commune (probabilité $(1 - 1/N_2)$) les deux gènes sont dans l'état de contrainte de deux gènes tirés au hasard de deux zygotes quelconques de la n^{e} génération.

- L'un des zygotes peut avoir un père tiré de P' , et l'autre un père tiré de P' (probabilité $2 \lambda (1 - \lambda)$).

Supposons que le premier soit I, le second J.

Le gène G_J choisi peut provenir du père de J, dans ce cas il est A (probabilité $1/2$). Il sera isocontraint à G_I si celui-ci provient d'un parent A/A (probabilité $P(n)$). Il lui sera une fois sur deux isocontraint, une fois sur deux hétérocontraint si G_I provient d'un parent A/Z (probabilité $2Q(n)$). Il lui sera toujours hétérocontraint si G_I provient d'un parent Z/Z (probabilité $R(n)$).

Le gène G_J peut provenir de la mère de J (probabilité $1/2$). Si G_I provient du père de I (probabilité $1/2$), ces deux gènes seront dans l'état de contrainte des gènes de leurs parents qui sont deux zygotes distincts, et quelconques de la n^{e} génération.

Si G_I provient de la mère de I (probabilité $1/2$) :

- ou bien les deux mères sont communes (probabilité $1/N_2$), dans ce cas les deux gènes peuvent provenir soit du même gène maternel (probabilité $1/2$) ils sont alors isocontraints, soit des deux gènes homologues (probabilité $1/2$), ils sont alors dans l'état de contrainte de ces deux gènes,
 - ou bien les deux mères sont distinctes (probabilité $1 - 1/N_2$), dans ce cas G_I et G_J sont dans l'état de contrainte des gènes de leurs parents qui sont deux zygotes quelconques de la n^{e} génération.
- Les deux zygotes peuvent enfin avoir tous deux un père tiré de P (probabilité $(1 - \lambda)^2$)

Dans ce cas les équations sont celles des populations panmictiques à N_1 mâles et N_2 femelles reproducteurs à chaque génération.

Les équations s'écrivent donc :

$$\begin{aligned} \phi_1(n+1) = & \lambda^2 \left\{ \frac{1}{4} [1] + \frac{1}{2} [P(n) + Q(n)] + \frac{1}{4} \left[\frac{1}{N_2} \frac{1+F_1(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) \phi_1(n) \right] \right\} \\ & + 2\lambda(1-\lambda) \left\{ \frac{1}{2} [P(n) + Q(n)] + \frac{1}{2} \left[\frac{1}{2} \phi_1(n) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{N_2} \frac{1+F_1(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) \phi_1(n) \right) \right] \right\} \\ & + (1-\lambda)^2 \left\{ \frac{1}{N} \frac{1+F_1(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \phi_1(n) \right\} . \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\phi_2(n+1) = & \lambda^2 \left\{ \frac{1}{4} [0] + \frac{1}{2} [Q(n) + R(n)] + \frac{1}{4} \left[\frac{1}{N_2} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) \phi_2(n) \right] \right\} \\ & + 2\lambda(1-\lambda) \left\{ \frac{1}{2} [Q(n) + R(n)] + \frac{1}{2} \left[\frac{1}{2} \phi_2(n) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{N_2} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) \phi_2(n) \right) \right] \right\} \\ & + (1-\lambda)^2 \left\{ \frac{1}{N} \frac{F_2(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \phi_2(n) \right\} .\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\phi_3(n+1) = & \lambda^2 \left\{ \frac{1}{4} \left[\frac{1}{N_2} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) \phi_3(n) \right] \right\} \\ & + 2\lambda(1-\lambda) \left\{ \frac{1}{2} \left[\frac{1}{2} \phi_3(n) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{N_2} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) \phi_3(n) \right) \right] \right\} \\ & + (1-\lambda)^2 \left\{ \frac{1}{N} \frac{F_3(n)}{2} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \phi_3(n) \right\}\end{aligned}$$

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)$$

Soit en contractant

$\phi_1(n+1) = A_1 (1 + F_1(n)) + B_1 \phi_1(n) + C_1 p(n) + D_1$
$\phi_2(n+1) = A_1 F_2(n) + B_1 \phi_2(n) + C_1 q(n)$
$\phi_3(n+1) = A_1 F_3(n) + B_1 \phi_3(n)$

avec :

$$A_1 = \frac{\lambda^2}{8N_2} + \frac{2\lambda(1-\lambda)}{8N_2} + \frac{(1-\lambda)^2}{2N}$$

$$B_1 = \frac{\lambda^2}{4} \left(1 - \frac{1}{N_2}\right) + \frac{2\lambda(1-\lambda)}{4} \left(1 + 1 - \frac{1}{N_2}\right) + (1-\lambda)^2 \left(1 - \frac{1}{N}\right)$$

$$C_1 = \frac{\lambda^2}{2} + \frac{2\lambda(1-\lambda)}{2}$$

$$D_1 = \frac{\lambda^2}{4}$$

$$A_1 = \frac{\lambda^2 + 2\lambda(1-\lambda) + (1-\lambda)^2}{8N_2} + \frac{(1-\lambda)^2}{8N_1} = \frac{1}{8} \left[\frac{(1-\lambda)^2}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right]$$

$$\begin{aligned} B_1 &= \frac{\lambda^2}{4} + \lambda(1-\lambda) + (1-\lambda)^2 - \left[\frac{\lambda^2}{4N_2} + \frac{2\lambda(1-\lambda)}{4N_2} + \frac{(1-\lambda)^2}{N} \right] \\ &= \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^2 - 2A_1 \end{aligned}$$

$$C_1 = \lambda \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) \quad ; \quad \text{si on pose } s = 1 - \frac{\lambda}{2}$$

$$\boxed{A_1 = \frac{1}{8} \left[\frac{(1-\lambda)^2}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right] ; B_1 = s^2 - 2A_1 ; C_1 = \lambda s ; D_1 = \frac{\lambda^2}{4}}$$

Enfin,

$$\boxed{p(n+1) = \frac{\lambda}{2} + \left(1 - \frac{\lambda}{2}\right) p(n)}$$

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté

Vu et approuvé :

Paris, le 5 novembre 1968

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. POITOU.

